Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	19	139—169	München, 15. 12. 1979

Die frühesten Flughörnchen und primitive Ailuravinae (Rodentia, Mamm.) aus dem süddeutschen Oligozän

Von KURT HEISSIG*)

Mit 7 Abbildungen, 6 Tabellen und Tafel 20—21

Kurzfassung

Einzelzähne von hörnchenartigem Habitus aus verschiedenen Spaltenfüllungen des Sueviums (Unter- bis Mitteloligozän) können zum Teil den echten Hörnchen, und zwar der Unterfamilie Petauristinae zugeordnet werden. Sie stellen den bisher frühesten Nachweis von Flughörnchen dar. Sie beginnen im tiefsten Suevium mit einer Art von mittlerer Größe, zu der sich im mittleren Suevium eine weitere kleinere und eine größere dazugesellen. Die größere Zahl der Einzelzähne ist jedoch der Gattung *Paracitellus,* bisher aus dem Mittelmiozän von Wintershof-West durch DEHM bekannt gemacht, zuzurechnen, die mit zwei Arten, eine kleiner und eine größer als die Typusart, vertreten ist. Ihr Auftreten beschränkt sich trotz der größeren Zahl auf nur wenige Fundstellen.

Anhand der Funde wird der Versuch gemacht, die Verwandtschaftsverhältnisse der frühen Flughörnchen und der Gattung *Paracitellus* aufzuhellen. Dabei zeigt sich, daß die Gattung *Paracitellus* zu den Ailuravinae, und diese als Unterfamilie zu den Aplodontidae zu stellen sind. Eine frühe Abspaltung der Hörnchen aus derselben Wurzel wird vermutet.

Drei Zähne von stark aberrantem Bau, die hier als neue Gattung *Trigonomys* beschrieben werden, können anhand spezieller Merkmale ebenfalls an die Ailuravinae angegliedert werden.

Abstract

Single squirrel-like teeth from fissure fillings of the Suevium (Lower to Middle Oligocene) are assigned partly to the true squirrels, subfamily Petauristinae. So they are the earliest hitherto known record of flying squirrels. They begin in the lowermost Suevium with one middle sized species which continues into the middle Suevium accompanied by a smaller and a larger one. The larger amount of teeth is assigned to the genus *Paracitellus,* known from the middle Miocene of Wintershof-West. It is represented by two species, one smaller, the other one larger than the type species. In spite of their greater number they are restricted to only a few localities.

*) Dr. K. HEISSIG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, D-8000 München.

With this material an attempt is made to clarify the relationships of early squirrels and the genus *Paracitellus*. It is shown, that *Paracitellus* has to be ranged in the Ailuravinae and this subfamily in the Aplodontidae. An early derivation of the squirrels from the same root is supposed.

Three teeth of very aberrant pattern, presented here as a new genus, *Trigonomys,* may be assigned to the Ailuravinae because of special characters.

Inhalt

1. Einleitung

Die hohe Konzentration von Säugetierresten in den Spaltenfüllungen des süddeutschen Juragebietes hat es möglich gemacht, durch die Verarbeitung großer Materialmengen auch Reste besonders seltener Säugetierarten zu erhalten. Dazu gehören auch die in den letzten Jahren bekannt gemachten Lagomorphen, Pantolestiden und Tapiroidea. Bei den vorliegenden Nagetieren, zumindest bei den auf drei Fundstellen beschränkten Arten von *Paracitellus,* müssen aber noch besondere ökologische Bedingungen das Auftreten begünstigt haben.

Die vorliegende Arbeit ist also auch eine Vorarbeit für die ökologische Analyse der unter- bis mitteloligozänen Nagerfaunen.

Die Fundstellen umgreifen in ihrer stratigraphischen Stellung die Niveaus von „Möhren 19" (entspricht in Westeuropa Soumailles), hier belegt durch „Möhren 19" und „Möhren 20", von Ronzon, belegt durch „Burgmagerbein 3", „Haag 2" und „Möhren 13", und von Villebramar mit „Herrlingen 1", „Ronheim 1" und „Schelkingen 1". Alle diese Niveaus gehören dem Suevium (Fahlbusch 1976) an, das dem höheren Unteroligozän und dem Mitteloligozän etwa entspricht, ohne daß bisher die Lage der Grenze eingehängt werden konnte.

Flughörnchen sind bisher erst vom Mittelmiozän (Burdigal) an fossil belegt gewesen. Lediglich Adrover & Huguenay (1975) erwähnen zwei Arten von Flughörnchen aus dem obersten Oligozän von Mallorca. Die vorliegenden Funde sind also bisher die ältesten Vertreter dieser Gruppe.

Mit der endgültigen Einwanderung der Flughörnchen in Europa im Mittelmiozän erscheint in Wintershof-West die bisher nur dort bekannte Gattung *Paracitellus* (DEHM 1950), die ursprünglich als frühes Erdhörnchen betrachtet, von BLACK (1966) aber zu den Prosciurinae verwiesen wurde. Der Fund von zwei weiteren Arten im Oligozän wirft ein neues Licht auf den Merkmalsbestand dieser Gattung.

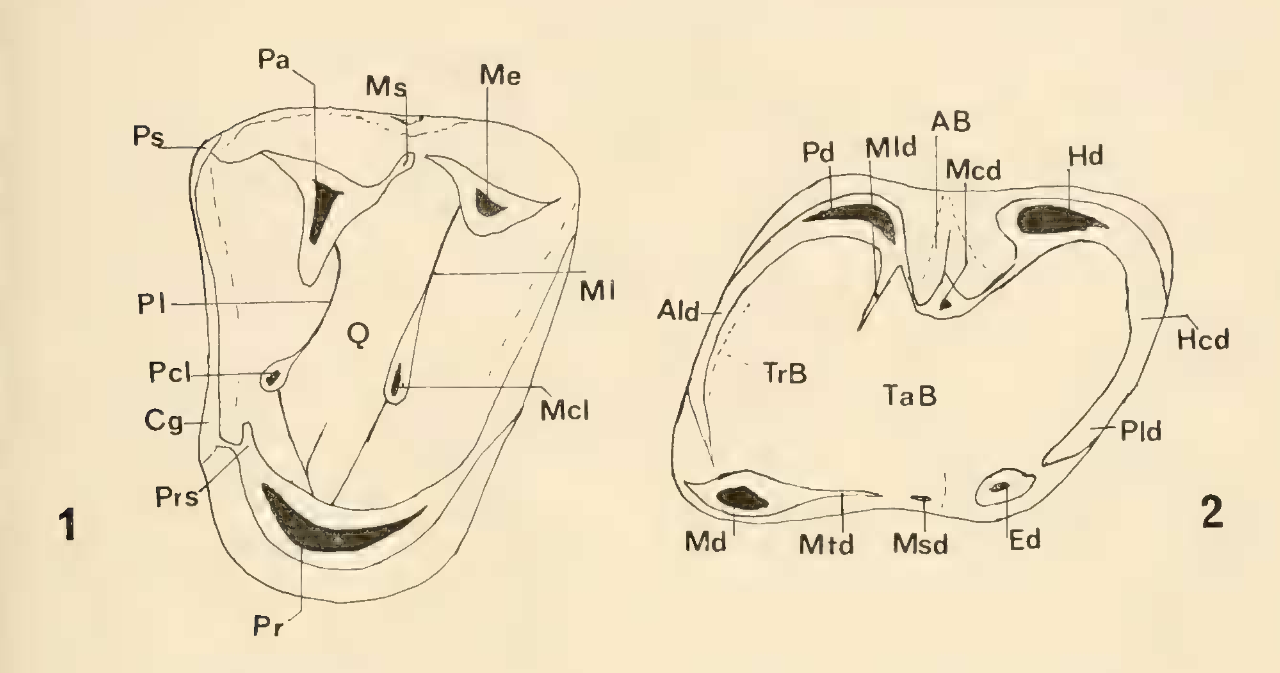


Abb. 1: Linker oberer Molar von *Paracitellus*, schematisch (ohne Maßst.) mesial ist links, buccal oben.
Abkürzungen: Cg = Cingulum, Me = Metaconus, Mcl = Metaconulus, Ml = Metaloph, Ms = Mesostyl, Q = Quertal, Pa = Paraconus, Pcl = Protoconulus, Pl = Protoloph, Pr = Protoconus, Prs = Protostyl, Ps = Parastyl.

Abb. 2: Rechter unterer Molar von *Paracitellus*, schematisch (o. M.) mesial ist links, buccal oben.
Abkürzungen: Ald = Anterolophid, AB = Außenbucht, Ed = Endoconid, Hcd = Hypoconulid, Hd = Hypoconid, Mcd = Mesoconid, Md = Metaconid, Mld = Metalophid, Msd = Mesostylid, Mtd = Metastylid, Pd = Protoconid, Pld = Posterolophid, TrB = Trigonidbecken, TaB = Talonidbecken.

Da nur Einzelzähne vorliegen, müssen alle Schlüsse über die Verwandtschaft der vorliegenden Formen auf das Kronenmuster begründet werden (Abb. 1, 2). Obwohl die Homologisierung der meisten Elemente keine Probleme bietet sei darauf hingewiesen, daß z. B. die Frage, ob es sich bei dem gelegentlich auftretenden inneren Zwischenhöcker der unteren Molaren immer um das gleiche Element handelt, nicht endgültig gelöst ist. Ähnliche Schwierigkeiten könnten auch beim Mesostyl der oberen Molaren auftreten.

Alles Material ist in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München aufbewahrt, auf die sich die angegebenen Inventar-Nummern beziehen.

Zu danken habe ich allen, die mit zum Zustandekommen dieser Arbeit beigetragen haben. Es sind dies in erster Linie meine Kollegen, Herr Prof. V. FAHLBUSCH und Herr Dr. N. SCHMIDT-KITTLER, denen ich zahlreiche Hinweise, insbesondere auf wichtige Literatur verdanke. Mein Dank gilt auch Herrn Prof. DEHM, der mir Material der von ihm entdeckten Spaltenfüllung „Burgmagerbein 3" überließ. Nicht zuletzt sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft gedankt, mit deren finanzieller Hilfe ein wesentlicher Teil des bearbeiteten Materials geborgen werden konnte.

2. Systematik und Phylogenie

2.1. Gattung *Paracitellus* DEHM 1950

Familie: Aplodontiae TROUESSART 1897 (sensu RENSBERGER 1975)
Unterfamilie: Ailuravinae MICHAUX 1968

Neufassung der Diagnose: Aplodontidae mit zunehmend verkürztem I_1; an den oberen Backenzähnen mit langgestrecktem Metaconus, abnehmender Tendenz zur Verdoppelung der Zwischenhöcker und starkem Grat vom Paraconus zu dem weit buccad gerichteten Mesostyl. Hypolophid der unteren Backenzähne nur bei progressiven Formen entwickelt; Endoconid zunehmend abgegliedert.

Gattung: *Paracitellus* DEHM 1950

Neufassung der Diagnose: Ailuravinae mit schwachem, langem Unterkiefer. Obere Backenzähne primitiv, mit scharfen Höckern und Graten, aber ohne Komplikation des Musters; Protoconus-Vorderarm frei zwischen Cingulum und Protoconulus; Hypoconus schwach; Gratverbindungen von Protoconulus und Metaconulus unsprünglich zum Protoconus konvergierend, doch mit Tendenz zur Parallelstellung. Untere Backenzähne mit geschlossenem Metalophid an P_4 und M_1; Trigonid sehr hoch; Metaconid oft mit freiem Vorderarm; Hypolophid nur selten angedeutet; Endoconid nicht stärker abgeschnürt als bei Paramyiden.

Typusart: *P. eminens* DEHM 1950

Verbreitung: Unteroligozän bis Mittelmiozän

Arten: *P. eminens* DEHM, *P. cingulatus* n. sp., *P. marmoreus* n. sp.

2.1.1. *Paracitellus cingulatus* n. sp.

Diagnose: Große konservative Art der Gattung *Paracitellus;* größer als die Typusart. Protoloph und Metaloph im Protoconus-Gipfel zusammenlaufend; ohne Metaloph-Unterbrechung. Mesoloph-Ansatz, wenn vorhanden, aus dem Protoloph hervorgehend. Hypoconus nicht stärker als Protoconus-Vorderarm (Protostyl). Dieser liegt näher am Cingulum als am Protoconulus. Untere Backenzähne mit starkem Metalophid, nur bei P_4 und M_1 geschlossen. Mesoconid stark, mit langem Grat nach buccal. Abgliederung des Endoconids und Gliederung des

Posterolophids in Höckerchen variabel. Metastylid oder Mesostylid schwach oder fehlend. Talonidbecken innen geöffnet. Anterolophid des P_4 vorn geschlossen. Außencingulum nur bei oberen Backenzähnen entwickelt.

Holotypus: M_1 re., 1972 XI 82 (Taf. 20, Fig. 5)

Locus typicus: „Möhren 13"

Stratum typicum: Suevium (? Unteroligozän)

Derivatio nominis: Nach dem starken Außencingulum der oberen Molaren.

Tabelle 1
Material und Maße von *Paracitellus cingulatus* n. sp.

Stück	Inventar Nr.	Fundort	Maße (L:B) in mm	Abbildung
P^4 re.	1975 XXIII 7	Haag 2	3,75:3,95	Taf. 20, Fig. 1
P^4 re.	1972 XI 81	Möhren 13	4,1 :4,3	
P^4 li.	1972 XI 80	Möhren 13	3,9 :4,32	
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 77	Möhren 13	3,75:4,4	
M^3 re.	1972 XI 78	Möhren 13	4,15:4,45	
M^3 li.	1972 XI 79	Möhren 13	3,75:3,9	
M^3 re.	1975 XXIII 8	Haag 2	4,0 :3,95	Taf. 20, Fig. 2
P_4 li.	1972 XI 83	Möhren 13	4,15:3,75	Taf. 20, Fig. 3
$M_{1/2}$ re.	1972 XI 82	Möhren 13	4,5 :3,9	Taf. 20, Fig. 5
$M_{1/2}$ re.	1972 XI 84	Möhren 13	— :3,5	
$M_{1/2}$ li.	1975 XXIII 11	Haag 2	3,5 :(3,1)	
M_3 li.	1975 XXIII 10	Haag 2	5,5 :3,6	Taf. 20, Fig. 4
M_3 re.	1975 XXIII 9	Haag 2	4,9 :3,8	
M_3 li.	1972 XI 85	Möhren 13	5,9 :4,2	
M_3 re.	1972 XI 86	Möhren 13	5,4 :3,6	

Beschreibung: Obere Milchzähne und P^3 sind bisher noch nicht bekannt.

P^4 (Taf. 20, Fig. 1): Es sind drei obere Prämolaren vorhanden. Die hohen, kantigen Außenhöcker formen mit dem kleinen, schwach schräggestellten Mesostyl einen geschlossenen Ectoloph, der hinter dem Mesostyl schwach gekerbt ist. Buccal vom Mesostyl liegt eine kleine Cingulumspitze. Der Paraconus ist in Richtung des Protolophs gestreckt, der Metaconus innen gerundet. Beide Höcker sind außen abgeflacht und tragen weit außen liegende Längskanten. Ein Metastyl ist nicht ausgegliedert. Das Parastyl geht als stark verdickter Bogen aus dem Vordercingulum ins Außencingulum über, das nur unter dem Metaconus fehlt. Im buccalen Drittel dieses Bogens setzt die Längskante des Paraconus an. Die Längskanten der Außenhöcker sind etwas schräggestellt, so daß der Ectoloph vom Paraconus zum Metaconus stufenartig nach buccal springt.

Die Zwischenhöcker sind einfach, rundlich und nicht in die Grate eingeschmolzen. Der Protoloph sitzt am Hinter-Innenrand des Paraconus an, der Metaloph am Vorder-Innenrand des Metaconus, so daß das zentrale Quertal stark eingeengt wird. Beide Zwischenhöcker sind gegenüber den Außenhöckern etwas nach vorn verschoben, wodurch zwei schräggestellte Höckerreihen entstehen.

Die hintere wird lingual durch den Protoconus abgeschlossen; der vorderen fehlt ein linguales Element, da das Protostyl nicht ganz in dieser Linie liegt. Daher bildet der Metaloph eine gerade Linie bis zum Protoconusgipfel, zu der der Längsgrat des Metaconus senkrecht steht. Die Verbindung des Protoconulus zum Protoconus zieht dagegen schräg nach hinten. Aus diesem Abschnitt des Protolophs entspringt bei dem abgebildeten Zahn noch eine Falte nach buccal, ein Ansatz des Mesolophs, die bei anderen Zähnen fehlt.

Der Protoconus ist hoch und zugespitzt wie die Außenhöcker. Sein verdicktes Protostyl ist deutlich gegen das Cingulum abgesetzt, in das es übergeht. Sein freies Ende ist bei dem abgebildeten Zahn deutlicher buccad gewendet als bei den anderen. Der Hinterflügel ist weniger deutlich abgegliedert; ein echter Hypoconus ist nicht entwickelt. Die freie Kante nach buccal, die der abgebildete Zahn hat, fehlt den übrigen. Mesial und distal reicht das Cingulum bis zu den Protoconus-Flügeln. Die gerundete Innenseite ist ohne Cingulum.

$M^{1/2}$: Von den beiden vorderen Molaren ist nur ein Exemplar vorhanden. Der Zahn unterscheidet sich von Prämolaren nur in wenigen Merkmalen: Das Mesostyl ist größer und durch zwei Kerben von buccal abgegliedert. Lingual zieht nur eine Kerbe aus dem Quertal hinter das Mesostyl. Das Parastyl ist schwächer und verläuft parallel zum Protoloph. Der Metaloph ist lingual fast ganz unterbrochen. Das undeutliche Fältchen zieht, ebenso wie der schwache Mesolophansatz und der wenig stärkere Protoloph, zum Protoconusgipfel. Der Vorderflügel des Protoconus ist stärker und endet frei. Das Cingulum setzt etwas lingual von seiner freien Spitze an. Der Hinterflügel entspricht dem der P^4, so daß bei diesem Zahn der „Hypoconus“ schwächer ist als das Protostyl.

M^3 (Taf. 20, Fig. 2): Alle drei letzten Molaren zeigen eine charakteristische Abflachung der Hinterhälfte. Die verbliebenen Reste des Metalophs zeigen, wie auch bei anderen Nagetiergruppen, eine erhebliche Variabilität. Der Metaconus ist in der weiten Ausbiegung des Hinterrandes aufgegangen, aber noch erkennbar. Der Metaconulus ist im Grat des Metalophs aufgeschmolzen, zeigt aber die Tendenz, lingual ein zweites Höckerchen abzugliedern, das zwischen Proto- und Hypoconus am Protoconus-Hinterflügel angeheftet ist. Der Hypoconus ist stärker als bei den anderen Zähnen.

Auch in der Vorderhälfte des Zahnes finden sich Besonderheiten. Der Protoconulus ist verdoppelt. Der buccale Teil ersetzt die Querstreckung des Paraconus, aus der er hervorgegangen sein dürfte. Der Vorderarm des Protoconus ist noch stärker, etwa gleich stark wie der Hypoconus. Sein freies Ende ist deutlich in Richtung auf den Protoconulus gebogen.

Ein unterer Milchzahn ist nicht erhalten.

P_4 (Taf. 20, Fig. 3): Der untere Prämolar unterscheidet sich von den Molaren vor allem durch seine Verschmälerung nach vorn und die besonders tief einschneidende Außenbucht. Das Trigonid ist lang und von zarten, durchgehenden Graten, Anterolophid und Metalophid vollkommen abgeschlossen. Eine Öffnung nach vorn, wie bei der Typusart, fehlt. Zwischen den Graten treten sich die Wölbungen der hoch aufragenden Vorderhöcker entgegen. Das Ectolophid läuft vom Protoconid zunächst sehr weit nach innen und bildet mit dem sehr weit nach hinten ausbiegenden Metalophid einen sehr spitzen Winkel.

Das Mesoconid ist groß, dreieckig und weit nach innen gerückt. Die beiden Äste der Außenbucht vereinigen sich und werden durch die Wölbungen der Außenhöcker buccal stark eingeengt. Das Posterolophid ist schwach vom Hypoconid abgegliedert. Das Endoconid ist durch eine Kerbe begrenzt und relativ schwach, kegelförmig. Zwischen dem Endoconid und dem kaum aus der Hinterkante des Metaconids ausgegliederten Metastylid ist das Talonidbecken lingual geöffnet. Die Schmelzoberfläche des Talonidbeckens ist gerunzelt. Ein Außencingulum fehlt.

$M_{1/2}$ (Taf. 20, Fig. 5): Der vordere Molar (Holotypus) ist im Vergleich zum P_4 kürzer und breiter. Außenbucht und Mesoconid liegen weiter buccal, so daß die beiden Kerben der Außenbucht getrennt bleiben. Der dazwischen liegende kleine Grat erreicht den Buccalrand. Das Anterolophid ist kürzer als beim P_4 und zieht zur buccalen Seite des Metaconids, dessen Vorderrand daher eine frei überstehende Kante bildet. Das Metalophid ist deutlich schwächer als beim P_4 aber noch geschlossen. Das Bruchstück eines M_2 zeigt nur die Hinterhälfte des Zahnes, doch ist nach den Verhältnissen am M_3 zu vermuten, daß das Metalophid des M_2 bereits unvollständig war. Das Posterolophid ist vom Hypoconid schwach abgegliedert; beim Bruchstück des M_2 etwas stärker. Das Endoconid der M_1 entspricht ganz den P_4; beim M_2 ist es deutlich weiter nach vorn gerückt und bildet mit dem Mesostylid einen Verschluß des Talonidbeckens. Bei den M_1 ist ein Mesostylid nur bei dem Exemplar von „Haag 2“ entwickelt, das Talonidbecken ist offen.

M_3 (Taf. 20, Fig. 4): Die letzten unteren Molaren sind nach hinten stark verlängert und etwas verschmälert. Anterolophid und Metaconidvorderarm entsprechen den M_1. Das Metalophid ist nur noch als kurzer Sporn am Protoconid erhalten. Die Außenbucht ist länger und seichter, so daß ihre Kerben weiter getrennt sind. Der Grat des Mesoconids zum Buccalrand ist schärfer. Die Biegung des Posterolophids variiert, doch ist es meist schon vom Hypoconulid aus schräg nach vorn gerichtet. Die Stücke von „Möhren 13“ zeigen eine Tendenz zur Spaltung des Hypoconulids. Zwischen diesem, weit distal liegenden, gratartigen Element und dem weit nach vorn gerückten Endoconid verläuft ein ununterbrochener, crenelierter Grat. Vereinzelt erhebt sich aus der starken Runzelung des Talonidbeckens eine deutlichere Falte, die vom Vorderrand des Hypoconulids ausgeht, und der vom Hinterrand des Mesoconids ein kürzeres Fältchen entgegentreten kann. Das Endoconid liegt bei den Stücken von „Haag 2“ etwas weiter vorn als bei denen von „Möhren 13“. Zwischen dem kurzen Hintergrat des Metaconids und dem Endoconid liegt nur eine sehr niedrige Schwelle, die von einem schwachen Mesostylid gebildet wird. Es kann vom Endoconid durch eine tiefe Kerbe getrennt sein.

Alle oberen Backenzähne sind dreiwurzelig, alle unteren zweiwurzelig.

2.1.2. *Paracitellus marmoreus* n. sp.

Diagnose: Kleine progressive Art der Gattung *Paracitellus.* Protoloph und Metaloph häufig lingual unterbrochen. Metaloph, wenn vorhanden, weit hinter dem weiter nach vorn gerückten Protoconus inserierend. Protoconulus weit vorn, meist direkt mit dem Protoconus verbunden, weniger scharf aus dem Grat ausgegliedert als bei den anderen Arten. Protoconusvorderarm stärker nach buccal gebogen, gelegentlich mit dem Protoconulus verbunden. Hypoconus oft stärker als

Protostyl, selten deutlicher abgegliedert. Außenhöcker stark stufenartig gegeneinander versetzt. Untere Backenzähne mit starken Resten des Metalophids, meist bei M_1 noch geschlossen. Mesoconid bei den Molaren stark bei P_4 schwächer, mit Grat nach buccal. Endoconid oft nicht mehr abgegliedert, keine Spur eines Hypolophids. Meta- und Mesostylid schwach oder fehlend. Talonidbecken meist innen offen. Anterolophid des P_4 unterbrochen. Außencingulum bei oberen Molaren schwach oder fehlend, bei unteren teilweise angedeutet.

Holotypus: M_2 re., 1975 XXIII 19 (Taf. 20, Fig. 9)

Locus typicus: „Haag 2"

Stratum typicum: Suevium (Unteroligozän)

Derivatio nominis: Die Hauptfundstelle „Haag 2" liegt im Steinbruch der Treuchtlinger Marmorwerke.

Beschreibung: D^4 (Taf. 20, Fig. 11): Die beiden Milchzähne unterscheiden sich stark untereinander in der Form des Vordercingulums und des Parastyls. Während dieses bei 1975 XXIII 14 bogenförmig weit vortritt und sich lingual kaum mehr in ein Vordercingulum verlängert, ist es beim abgebildeten Stück weniger weit ausgebaucht, geht aber in ein langes Vordercingulum, bis weit lingual vom Vorderast des Protoconus über. Bei beiden Zähnen folgt buccal ein kräftiges Außencingulum. Die scharfkantigen, pyramidenförmigen Außenhöcker sind nur schwach gegeneinander versetzt und durch einen hohen Grat verbunden, auf dem nur ein kleines Mesostyl markiert ist. Die Kerben sind nur schwach. Beide Querjoche sind schräggestellt. Bei beiden Zähnen verbindet sich der Protoloph direkt mit der Lingualseite des Paraconus und biegt nur schwach zum Protoconulus nach vorn. Dieser ist direkt mit dem Vorderarm des Protoconus verbunden. Der Metaloph beginnt dagegen vorn an der Lingualwand des Metaconus und zieht direkt, geradlinig zum Protoconusgipfel. Während bei einem der Zähne der Metaconulus dick und langgestreckt ist, ist er bei dem abgebildeten Stück nach vorn verlagert und besteht aus zwei schwachen Höckerchen auf dem Grat. Der Protoconushinterarm ist nicht zum Hypoconus verdickt.

P^4: Der einzige, sicher als Prämolar anzusprechende Zahn ist den Molaren ähnlicher als der P^4 von *P. cingulatus*. Das beruht darauf, daß kein so ausgeprägtes Parastyl entwickelt ist, sondern das Vordercingulum sich nur wenig nach buccal verstärkt. Die Variabilität der Milchzähne in diesem Merkmal läßt vermuten, daß die Reduktion des Parastyls noch im Gange ist, und eventuell mit einem Verlust des P^3 zusammenhängt. Ein Außencingulum fehlt.

Die Außenhöcker sind schwach gegeneinander versetzt. Ein Mesostyl ist schwach erkennbar. Proto- und Metaloph sind zu den Zwischenhöckern nach vorn gebogen und ziehen beide zum Protoconusgipfel. Ein Mesolophansatz fehlt. Der Protoconulus verschwindet fast in dem stark ausgebildeten Protoloph, während der Metaconulus gut ausgegliedert fast den Endpunkt des Metalophs bildet, dessen lingualer Abschnitt gerade noch erkennbar ist. Der Protoconusvorderarm ist stark und frei. Sein Hinterarm ist verdickt, bildet aber keinen deutlichen Hypoconus.

$M^{1/2}$ (Taf. 20, Fig. 7): Unter den zahlreichen oberen Molaren ist nur einer durch seine abweichende Form sicher als M^2 anzusprechen (1975 XXIII 13), doch ist zu vermuten, daß der größte Teil der M^2 von den M^1 nicht zu unterscheiden

Tabelle 2
Material und Maße von *Paracitellus marmoreus* n. sp.

Stück	Inventar Nr.	Fundort	Maße (L:B) in mm	Abbildung
D^4 li.	1975 XXIII 14	Haag 2	1,65:1,6	
D^4 li.	1975 XXIII 31	Haag 2	1,8 :1,9	Taf. 20, Fig. 11
P^4 re.	1975 XXIII 33	Haag 2	1,8 :1,85	
$M^{1/2}$ re.	1975 XXIII 34	Haag 2	1,9 :1,9	
$M^{1/2}$ re.	1975 XXIII 32	Haag 2	1,8 :1,85	
$M^{1/2}$ re.	1975 XXIII 13	Haag 2	1,75:1,9	
$M^{1/2}$ li.	1975 XXIII 30	Haag 2	1,95:2,1	
$M^{1/2}$ li.	1975 XXIII 29	Haag 2	1,8 :2,05	Taf. 20, Fig. 7
$M^{1/2}$ li.	1972 XI 88	Möhren 13	1,75:1,95	
$M^{1/2}$ li.	1972 XI 89	Möhren 13	1,8 :1,95	
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 90	Möhren 13	1,85:2,0	
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 91	Möhren 13	1,85:2,05	
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 92	Möhren 13	— :1,95	
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 93	Möhren 13	1,8 :(2)	
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 94	Möhren 13	1,8 :1,85	
M^2 li.	1975 XXIII 12	Haag 2	1,8 :2,05	
M^3 li.	1972 XI 87	Möhren 13	2,15:2,0	Taf. 20, Fig. 10
M^3 re.	1972 XI 106	Möhren 13	1,95:1,95	
D_4 re.	1972 XI 101	Möhren 13	1,9 :1,6	
D_4 li.	1975 XXIII 24	Haag 2	1,75:1,2	
P_4 li.	1975 XXIII 23	Haag 2	1,9 :1,4	
P_4 li.	1975 XXIII 21	Haag 2	1,85:1,35	Taf. 20, Fig. 6
M_1 li.	1975 XXIII 25	Haag 2	1,85:1,4	
M_1 re.	1975 XXIII 26	Haag 2	2,0 :1,5	
M_1 re.	1975 XXIII 17	Haag 2	2,05:1,6	
M_1 re.	1972 XI 96	Möhren 13	2,15:1,6	
M_1 re.	1972 XI 98	Möhren 13	2,05:1,55	
M_1 li.	1972 XI 102	Möhren 13	2,05:1,6	
M_2 li.	1972 XI 100	Möhren 13	2,35:1,9	
M_2 li.	1972 XI 95	Möhren 13	2,2 :1,9	
M_2 li.	1972 XI 99	Möhren 13	2,05:1,8	
M_2 li.	1975 XXIII 18	Haag 2	2,4 :1,9	
M_2 li.	1975 XXIII 20	Haag 2	2,35:1,8	
M_2 re.	1975 XXIII 16	Haag 2	2,2 :1,9	
M_2 re.	1975 XXIII 19	Haag 2	2,3 :1,85	Taf. 20, Fig. 9
M_2 re.	1975 XXIII 22	Haag 2	2,25:1,8	
M_3 re.	1975 XXIII 35	Haag 2	2,4 :1,75	
M_3 li.	1975 XXIII 15	Haag 2	2,5 :1,65	Taf. 20, Fig. 8
M_3 li.	1972 XI 97	Möhren 13	2,6 :1,85	
M_3 li.	1972 XI 103	Möhren 13	2,6 :1,7	
M_3 li.	1974 XXV 10	Möhren 19	2,6 :1,85	

ist. Das vordere Cingulum ist weiter nach vorn gerückt als beim P^4, verbreitert sich aber nicht nach buccal. Die Außenhöcker sind sehr stark gegeneinander versetzt; das Mesostyl entspricht den P^4 und D^4. Beide Höcker sind stärker langgestreckt als bei *P. cingulatus*, so daß der Paraconus ausgesprochen dreikantig wird, der Metaconus fast schneidend. Wie bei *P. cingulatus* beginnt der Protoloph etwas hinter der Innenkante des Paraconus, der Metaloph etwas vor der Innen-

kante des Metaconus. Beide Joche sind etwas nach vorn gebogen. In der Regel ist der Protoconulus stärker gestreckt und hat eine starke Verbindung mit dem Protoconusgipfel. Der Metaconulus ist dagegen rundlich, zuweilen verdoppelt, und bildet häufig das Ende des Metalophs. Setzt sich dieser in eine schwache Falte fort, so zieht diese etwas hinter den Protoconus, aber fast nie zum Hypoconus. Dieser ist im allgemeinen weit hinten, am Übergang des Protoconus-Hinterarms in das Cingulum schwach erkennbar, doch nur selten abgegliedert. Der starke Protoconusvorderarm ist kurz und in Richtung auf den Protoconulus gebogen ohne diesen zu erreichen. Ein Mesolophansatz kommt selten vor.

Der abweichende M^2 unterscheidet sich von den übrigen vorderen Molaren vor allem in der Abschwächung des Metaconus und der Zwischenhöcker. Diese sind vollkommen in den starken, parallel gestellten Graten aufgegangen und verbinden sich mit dem über die ganze Innenwand gestreckten Protoconus nur durch schwache Leisten. Das Vordercingulum ist stark nach vorn gedehnt und vor allem nach lingual verbreitert. Der Hypoconus ist winzig, der Protoconusvorderarm kurz. Zwischen die weit getrennten Querjoche zieht ein gut entwickelter Mesolophansatz.

M^3 (Taf. 20, Fig. 10): Die letzten Molaren haben, wie die von *P. cingulatus*, eine stark abgeflachte Hinterhälfte. Schon der Paraconus ist niedriger als bei den vorderen Molaren. Mesostyl, Metaconus und Hintercingulum haben sich zu einem weit nach hinten ausladenden Bogen vereinigt, der mit dem Protoconushinterarm

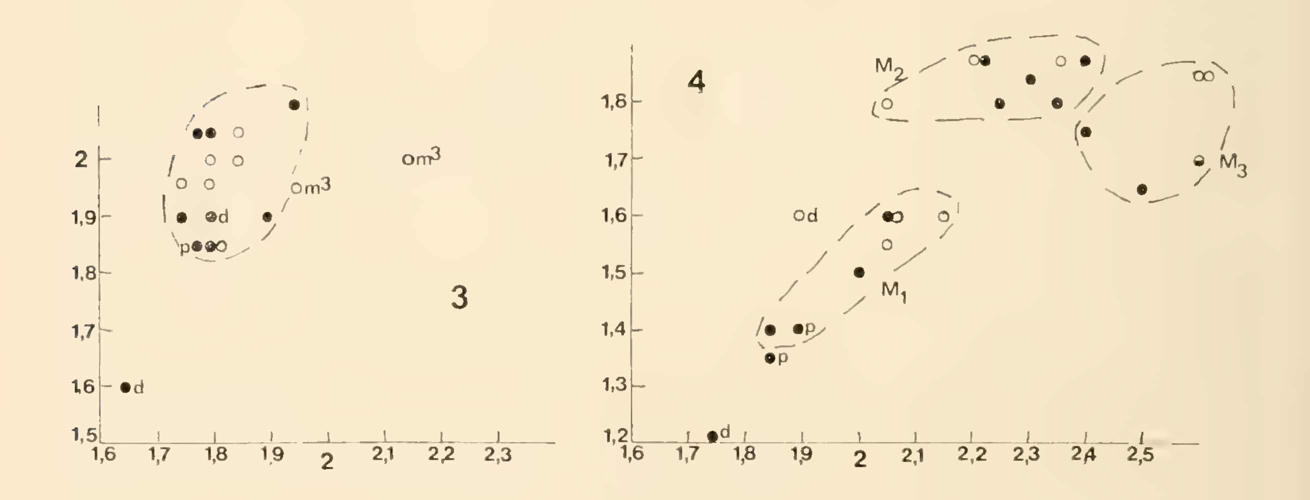


Abb. 3: Längen-Breiten-Diagramm der oberen Zähne von *Paracitellus marmoreus* n. sp. — mit ausgezeichneter Punktwolke der $M^{1/2}$. Milchmolaren, Prämolaren und letzte Molaren sind bezeichnet. Offene Kreise: Fundstelle „Möhren 13", geschlossene: Fundstelle „Haag 2".

Abb. 4: Längen-Breiten-Diagramm der unteren Zähne von *Paracitellus marmoreus* n. sp. Prämolaren und Milchmolaren, sowie die Punktwolken der M_1, M_2 und M_3 sind bezeichnet. Offene Kreise: Fundstelle „Möhren 13", geschlossene: Fundstelle „Haag 2", halb geschlossener Kreis: „Möhren 19".

Abb. 3 und Abb. 4 lassen keine Größenentwicklung der Art erkennen.

verschmilzt. Ein Hypoconus fehlt. Nur bei dem abgebildeten Zahn ist noch ein Rudiment des Metalophs erhalten, der nach hinten gerichtet ist. Der andere Zahn zeigt nur ein weites, flaches Becken. Protoloph und Protoconus sind etwas nach hinten gerückt, so daß zwischen ihnen und dem Vordercingulum ein breiter Zwischenraum liegt, in den der Protoconusvorderarm weit nach buccal zieht. Der Protoconulus ist fast ganz im Protoloph eingeschmolzen und nicht nach vorn gerückt.

D_4: Die unteren Milchmolaren verschmälern sich stark nach vorn. Das kleine Trigonid ist nach hinten durch ein schwaches Metalophid geschlossen. Bei dem Zahn von „Möhren 13" ist das Anterolophid schräg nach vorn gerichtet und trägt am Ende ein kleines, rundliches Anteroconid, das nicht mit dem Metaconid verbunden ist. Dem Zahn von „Haag 2" fehlt dieses. Beide vorderen Höcker sind rundlich, ohne scharfe Kanten; bei dem Zahn von „Haag 2" stark aneinander gepreßt. Den größten Teil des Zahnes bildet ein weites Talonidbecken, das von der Außenbucht mehr (Haag 2) oder weniger (Möhren 13) eingeengt wird. Das Mesoconid ist rundlich, ohne buccalen Grat. Die Äste der Außenbucht sind nicht zugeschärft und werden bei dem Zahn von „Möhren 13" buccal durch ein Cingulum zwischen Protoconid und Hypoconid abgedämmt. Das Hypoconulid ist etwas vom Hypoconid abgesetzt, nicht dagegen das Endoconid vom Posterolophid. Ein Metastylid oder Mesostylid ist nicht entwickelt, doch begrenzt ein langer Grat hinter dem Metaconid das Talonidbecken lingual.

P_4 (Taf. 20, Fig. 6): Auch die beiden P_4 haben ein schlitzförmiges Trigonidbecken, das nach vorn geöffnet ist. Beide haben ein Anterolophid, doch trägt dieses nur bei dem abgebildeten Zahn ein kleines Anteroconid. Proto- und Metaconid sind rundlich und hoch und durch ein kurzes Metalophid verbunden. Das Mesoconid ist schwächer als bei den Milchmolaren. Die Außenbucht dringt tiefer ein und ist buccal etwas eingeengt. Das Posterolophid bildet einen geschlossenen Grat, ohne daß Höcker ausgegliedert sind. Die Hinterkante des Metaconids fällt stark ab und begrenzt das Talonidbecken.

M_1: Der vorderste Molar läßt sich vom folgenden relativ leicht unterscheiden, da er schmaler und länger ist. Häufig ist das Anterolophid etwas kürzer und vom Metaconid abgesetzt. Das Metalophid ist nicht immer geschlossen und zeigt alle Übergänge vom schwachen, geschlossenen Grat bis zum kurzen Sporn. Die Außenbucht engt das Talonidbecken noch deutlich ein. Ihre beiden Äste umschließen ein kräftiges Mesoconid, das nur bei wenigen Stücken eine Kante nach außen entsendet. Ein Außencingulum fehlt. Das Posterolophid ist zwar deutlich niedriger als das Hypoconid, doch ist es nicht von diesem abgesetzt. Das Endoconid ist höchstens undeutlich abgegliedert. Die Hinterkante des Metaconids ist meist zu einer scharfen, niedrigen Schwelle am Lingualrand des Talonidbeckens verlängert. Nur bei zwei Stücken ist sie tief gekerbt. Ein freier Metaconidvorderarm kommt vor, vereinigt sich aber meist mit dem Vordercingulum.

M_2 (Taf. 20, Fig. 9, Holotypus): Der Zahn hat, im Gegensatz zum vordersten Molaren, einen kurzen, gedrungen trapezförmigen Umriß. Vom Metalophid ist generell nur mehr ein kurzer Sporn übrig. Das Anterolophid ist lang und zieht häufiger zur Spitze des Metaconids, so daß ein freier Vorderarm erhalten bleibt. Die Außenbucht hat immer zwei getrennte Kerben, zwischen denen der Grat des

Mesoconids fast immer deutlich markiert ist. Ein Außencingulum ist gelegentlich angedeutet. Das Endoconid ist häufiger vom Posterolophid abgesetzt als bei den M_1. Aus dem lingualen Längsgrat gliedert sich selten ein Mesostylid ab.

M_3 (Taf. 20, Fig. 8): Die letzten Molaren sind hinten stark abgeflacht, verschmälert und in die Länge gedehnt. Das Trigonid ist ebenfalls etwas niedriger, sonst aber dem des M_2 ähnlich. Durch die Dehnung sind die beiden Äste der Außenbucht weiter auseinander gerückt. Über den hinteren steht das Hypoconid mit einer starken Außenkante vor. Das Posterolophid ist stark nach vorn gebogen; eine Gliederung ist nicht erkennbar. Selbst die Begrenzung des Endoconids ist kaum spürbar. Dagegen wird das Endoconid immer durch eine scharfe Kerbe von dem kleinen, niedrigen Mesostylid getrennt, das auch nach vorne begrenzt sein kann. Hypolophidreste sind nicht bekannt. Der Hintergrat des Metaconids ist lang und niedrig.

Reste der Bewurzelung sind selten erhalten; alle bekannten oberen Backenzähne sind dreiwurzelig, die unteren zweiwurzelig.

2.1.3. Vergleich der *Paracitellus*-Arten und die Herkunft der Gattung

Paracitellus eminens Dehm, die Typusart der Gattung, steht strukturell dem kleinen *P. marmoreus* näher: Der Metaloph zieht zum Protoconus-Hinterarm; das Trigonid der P_4 ist nach vorn geöffnet. Die Tendenz, den Protoconulus mit dem Protoconusvorderarm zu vereinigen, die bei den D^4 von *P. marmoreus* erkennbar wird, greift bei *P. eminens* auch auf die Molaren über, bleibt aber starker Variabilität unterworfen. Von der ursprünglichen Verbindung des Protoconulus mit dem Protoconusgipfel bis zu seiner direkten Verbindung mit dem Protoconus-Vorderarm, gekoppelt mit einer Anbindung des Paraconus an den Mesoloph, sind alle denkbaren Varianten verwirklicht. Häufig kommt es zur Abschwächung des Protoconulus, der oft sehr weit nach vorn verlagert ist. Der Protoconus-Vorderarm wird oft verlängert.

Trotzdem kann *P. eminens* nicht als Nachkomme von *P. marmoreus* angesehen werden, da er in der Tendenz zur Spitzhöckerigkeit, bei zurückbleibenden Graten, den urtümlicheren *P. cingulatus* sogar übertrifft, der Tendenz von *P. marmoreus,* die Zwischenhöcker in die Grate einzuschmelzen, also entgegengesetzt spezialisiert ist. Auch die Gratverbindungen zwischen Außen- und Zwischenhöckern werden zu kleinen Höckerchen umgeformt, während im lingualen Abschnitt die unscharfen Grate oft verdoppelt erscheinen. So kommt es, daß sich der Protoconulus-Verdoppelung des M^3 noch ein drittes buccales Höckerchen anschließt.

Dazu kommt bei *P. eminens* noch die Ausrichtung der Außenhöcker in einer Linie und eine Verstärkung der Längskanten, die den oligozänen Formen fehlt.

Dasselbe Bild vermittelt das Unterkiefergebiß, wo die Öffnung des Anterolophids nach vorn mit der kleineren, die weite Öffnung des Talonidbeckens mit der größeren der oligozänen Arten übereinstimmt. Eine Verstärkung des Außencingulums der unteren Backenzähne entspricht, wie der Verlust desselben an den oberen, *P. marmoreus.* Hypolophidreste fehlen auch den M_3, doch treten sie gelegentlich an den P_4 auf. Diese Merkmalsverteilung erlaubt es, die wesentlichen

Gemeinsamkeiten der Gattung herauszuarbeiten und auf den Merkmalsbestand des gemeinsamen Vorfahren zu schließen.

Gemeinsam sind folgende Merkmale des Backenzahnmusters:
Kantige Außenhöcker der oberen Backenzähne mit Längsgrat und abgeplatteter Außenseite,
kegelförmige Zwischenhöcker und schwacher Lingualabschnitt des Metalophs,
starker freier Vorderarm des Protoconus,
Verdoppelung des Protoconulus des M^3,
Reduktion und Verflachung der Elemente im distalen Abschnitt des M^3,
starkes Mesoconid der unteren Backenzähne,
hohes Trigonid mit zugespitzten Höckern,
freie Vorderkante des Metaconids häufig,
kaum Hypolophidreste,
Meta- und Mesostylid nur bei den M_3 deutlicher.

Die Gegenüberstellung der verschiedenen Entwicklungstendenzen erlaubt es für einige weitere Merkmale festzustellen, welches die ursprüngliche Ausprägung ist:
Längskante der Außenhöcker der oberen Backenzähne schräggestellt und stufenartig versetzt,
Mesostyl schräggestellt mit dem Paraconus verbunden,
kein Hypoconus, Protoconushinterarm schwach,
Querjoche im Protoconusgipfel vereinigt,
Quertal durch Engstellung der Joche verschmälert,
hintere Höcker-querreihe durch Protoconus ergänzt, schräggestellt,
geschlossenes Metalophid auch bei den unteren M_1.

Daneben werden einige Merkmale im Rahmen der Variabilität mitgeschleppt ohne je Bedeutung zu erhalten:
Verdoppelung des Metaconulus,
Hypolophid-Rudimente.

Dehm (1950, S. 351) hat bereits auf seinen ersten Eindruck einer Ähnlichkeit mit *Plesispermophilus* aus dem Oligozän des Quercy hingewiesen, eine nähere Beziehung jedoch verneint. Black (1966, S. 60 ff.) zeigte aber, daß die von Dehm vermuteten Beziehungen zu den Sciuridae insbesondere wegen der protrogomorphen Masseterstruktur nicht bestehen, und stellte *Paracitellus* zu den Prosciurinae. Er erwähnt aber zugleich ein Merkmal, das unter den Prosciurinae und den nahe verwandten Aplodontinae nicht anzutreffen ist: die Kürze der unteren Incisiven. Dieses Merkmal ist nach Wood (1976, S. 122) eines der diagnostischen Merkmale der Ailuravinae, die also ebenfalls in die Betrachtung einbezogen werden müssen.

Paracitellus ist in vielen Merkmalen einfacher gebaut als *Ailuravus* und *Plesispermophilus*. Das gilt insbesondere für das komplexe Hypolophid, das diese Gattungen in unverwechselbarer Weise gemeinsam haben, während es bei den „Prosciurinae“ in der ursprünglicheren Form, wenn auch sehr stark, entwickelt ist. Hier liegt die Vermutung nahe, daß *Paracitellus* sekundär eine Vereinfachung erfuhr. Protostyl und Hypoconus liegen dagegen bei *Paracitellus* in einer so ursprünglichen Form vor, daß die Ausgestaltung dieses Bereiches bei *Ailuravus*, „Prosciurinae“ und Aplodontinae als höhere Entwicklungsstufe angesehen werden muß. In der kantigen Ausbildung der Höcker, der Betonung der Zwischenhöcker

gegenüber den schwachen Querjochen und in der ausgeprägten Verengung des Quertales stimmen *Paracitellus, Ailuravus* und die Aplodontinae eng überein.

Diese Merkmalsverteilung zeigt, daß *Paracitellus* der Wurzel der Ailuravinae ebenso nahesteht, wie der der Aplodontinae, sich aber in zwei Merkmalen näher an die Ailuravinae anschließt: Die Verkürzung des I_1 und die Verbindung des schräggestellten Mesostyls mit dem Paraconus, die besonders gut bei der primitivsten Art von *Ailuravus, A. macrurus* von Messel, zu erkennen ist.

Betrachtet man gerade diese Form, so zeigt sich, daß sie eine Reihe von Entwicklungstendenzen, die bei *Paracitellus* sehr langsam fortschreiten, bereits im Mitteleozän weit über den bei *Paracitellus* erreichten Stand hinaus entwickelt hat:
Die Verbindung des Protoconulus mit dem Protoconus-Vorderarm,
die Entwicklung eines Hypoconus,
die Verstärkung der Längskanten an den Höckern,
die Verdoppelung des Protoconulus,
die Entwicklung eines Mesostylids,
die Reduktion des Metalophids.

Neben der Kieferform, in der sich *Paracitellus* stark von *Ailuravus* unterscheidet, bildet die volle Ausgestaltung des Kronenmusters im Hinterabschnitt des M_3 bei *Ailuravus* eine wichtige Spezialisierung dieser Gattung, während sich *Paracitellus* im Abbau der Kronenelemente des oberen und in der speziellen Ausformung des unteren M_3 entgegengesetzt verhält. *Meldimys,* von Michaux (1968, S. 155) zu den Ailuravinae gestellt, verhält sich hier intermediär und entspricht damit den meisten primitiveren Nagern; die Aplodontinae verhalten sich wie *Paracitellus.*

Paracitellus ist daher als Ailuravine zu betrachten, der in vielen Merkmalen auf ursprünglicher Stufe stehengeblieben ist.

2.2. Gattung *Trigonomys* n. gen.

D i a g n o s e : Kleinwüchsige, aberrante Ailuravinae ohne Zwischenhöcker der oberen Backenzähne. Außenhöcker der oberen Backenzähne mit schwach stufenartig versetztem Längsgrat, langgestreckt, nahezu schneidend. Protoconus mit freiem Vorderarm, aus dem sich der Protoloph abspaltet. Metaconus dreikantig, ohne Spur eines Metalophs. Hypoconus sehr schwach. Quertal zu einem langgestreckten, rundlichen Becken umgestaltet. Untere Backenzähne mit stark entwickeltem Trigonid. Metaconid sehr hoch, rundlich, die anderen Höcker klein und niedrig. Talonid verkürzt, innen durch einen mehr oder weniger gekerbten Längsgrat begrenzt. Endoconid abgegliedert. Mesoconid vollkommen im schräggestellten Ectolophid eingeschmolzen. Außenbucht tief, ungespalten.

T y p u s a r t : *Trigonomys simplex* n. sp.

D e r i v a t i o n o m i n i s : Nach der dreieckigen Form der oberen M und dem großen Trigonid der unteren M.

2.2.1. *Trigonomys simplex* n. sp.

D i a g n o s e : Mit den Merkmalen der Gattung

H o l o t y p u s : $M_{1/2}$ re., 1972 XI 104 (Taf. 21, Fig. 1)

L o c u s t y p i c u s : „Möhren 13“

Stratum typicum: Suevium.

Derivatio nominis: Nach dem vereinfachten Kronenmuster.

Tabelle 3
Material und Maße von *Trigonomys simplex* n. sp.

Stück	Inventar Nr.	Fundort	Maße (L:B) in mm	Abbildung
$M^{1/2}$ li.	1975 XXIII 36	Haag 2	1,2 :1,35	Taf. 21, Fig. 2
$M_{1/2}$ re.	1972 XI 104	Möhren 13	1,2 :1,1	Taf. 21, Fig. 1
$M_{1/2}$ re.	1972 XI 105	Möhren 13	1,55:1,15	

Beschreibung: $M^{1/2}$ (Taf. 21, Fig. 2): Der einzige obere Molar kann wegen beidseitiger Usurmarken weder als P^4 noch als M^3 gedeutet werden. Seine Stellung in der Zahnreihe scheidet also als Grund seiner seltsamen Merkmalskombination aus.

Die Krone ist dreieckig und dreihöckerig. Zwei langgestreckten, scharfkantigen Außenhöckern tritt ein dicker Protoconus mit stark nach buccal gebogenen Flügeln gegenüber. Die Außenhöcker sind gegeneinander versetzt, doch ist an der Knickstelle des Längsgrates kein Mesostyl ausgegliedert. Para- und Metastyl sind ebenfalls sehr schwach. Der gerundeten Innenkante des Metaconus entspringt kein Querjoch. Der Protoloph sitzt etwas nach vorn verlagert am Paraconus und biegt schwach s-förmig zurück zum Protoconusvorderarm. Eine schwache Verdickung knapp am Paraconus stellt möglicherweise ein Rudiment des Protoconulus dar. Der Protoconusvorderarm reicht weit buccad und vereinigt sich nach der Abspaltung des Protolophs durch eine abgewinkelte Längsverbindung mit dem Vordercingulum, das weit über diese Verbindungsstelle nach lingual reicht. Der Hinterflügel des Protoconus ist stark verdickt und stark nach buccal gerichtet. Das buccale Ende der Verdickung ist etwas abgesetzt. Es wird hier als orimentärer Hypoconus gewertet, obgleich auch eine Deutung als Metaconulus möglich wäre. Weiter buccal biegt der immer noch kräftige Grat etwas nach hinten um sich weit buccal in das hintere Cingulum fortzusetzen. Lingual von diesem Übergang finden sich nur schwache Cingulum-Spuren.

$M_{1/2}$ (Taf. 21, Fig. 1, Holotypus): Die beiden unteren Molaren sind sich so ähnlich, daß es nicht möglich ist, den frischeren als P_4 oder M_3 zu deuten. Der Holotypus zeigt beidseitig seitliche Usuren.

Beide Zähne sind kurz und gedrungen. Ihr Trigonid ist sehr ausgedehnt und wird von dem rundlichen, hoch aufragenden Metaconid dominiert, während das Protoconid als kleiner, niedriger Höcker in der ovalen Umrandung des Trigonids etwas nach hinten gerückt ist. Das Anterolophid endet als Cingulum vor dem Metaconid. In seinem buccalen Drittel ist ein Anteroconid schwach markiert. Das Ectolophid ist nicht mit dem Protoconid, sondern mit dem Metalophid verbunden, so daß es mit diesem an der tiefsten Stelle der einfachen Außenbucht einen spitzen Winkel bildet. Ein Mesoconid ist nicht erkennbar. Das Ectolophid läuft vom Zentrum des Zahnes in einer schrägen Linie zum Hypoconid. Dieses ist schwach und geht ohne Begrenzung in das Posterolophid über. Das Endoconid ist schwach

abgegliedert und wird von der Usur verspätet erfaßt. Sein Längsgrat zum Metaconid ist tief abgesenkt aber nicht unterbrochen. Meta- und Mesostylid fehlen.

B e z i e h u n g e n : Die aberranten Merkmale, die die vorliegende Art von anderen Nagetieren absetzen, schließen sie ebenso aus der Verwandtschaft anderer Kleinsäugergruppen aus, die sich einen urtümlich tribosphenischen Zahnbau erhalten haben könnten. Das ist vor allem der Verlust der Zwischenhöcker an den oberen Molaren, der nur als Reduktion verständlich ist.

Das schwache Anterolophid und das Fehlen eines Paraconids sind Merkmale, die die Form als Nagetier ausweisen. Darüber hinaus ist der Habitus den *Paracitellus*-Arten der gleichen Fundstellen ähnlich. Tatsächlich sind eine ganze Reihe von Merkmalen vorhanden, die sich auf entsprechende Entwicklungstendenzen bei *Paracitellus* zurückführen lassen:
Langstreckung der scharfkantigen Außenhöcker der oberen Molaren,
der stufenartige Knick im Längsgrat der oberen Molaren,
der Verlust des Mesostyls *(P. eminens)*,
die starken Flügel des Protoconus und deren Biegung nach buccal,
das extrem hohe Metaconid der unteren Molaren,
die Länge des Trigonids (übertrifft *Paracitellus* stark),
die Abschnürung des Endoconids.

Auch die Verbindung des Ectolophids mit dem Metalophid könnte aus der engen Nachbarschaft beider Grate insbesondere bei den P_4 von *P. cingulatus* abgeleitet werden.

Alle diese Merkmale sprechen für eine Verwandtschaft mit *Paracitellus* und damit für einen Anschluß an die Ailuravinae. Trotz dieser Indizien muß die Einstufung noch als vorläufig angesehen werden, da die Reduktion mehrerer Elemente, die bei primitiven Nagern sonst immer vorhanden sind, noch einer Erklärung bedarf.

2.3. Gattung *Oligopetes* n. gen.

Familie: Sciuridae GRAY 1821
Unterfamilie: Petauristinae (MILLER 1912)
Gattung: *Oligopetes* n. gen.

D i a g n o s e : Flughörnchen mit Backenzähnen vom Typ der 3. Gruppe (MEIN 1970). Joche der oberen Backenzähne mit deutlich erkennbaren bis verschwimmenden Zwischenhöckern. Sekundärgrate wesentlich niedriger als Hauptgrate, oft mit der Rugosität des Synklinengrundes verschwimmend, oder ganz fehlend. Obere Backenzähne mit Hypoconus. Querjoche parallel oder leicht linguad konvergent, weit getrennt, vor und hinter dem nach vorn gerückten Protoconus inserierend. Mesostyl dick, schräggestellt, am Paraconus angeheftet. Untere Backenzähne ohne Hypolophid, mit Anteroconid und schwachem Anterosinusid. Mesostylid dick, durch zwei Kerben begrenzt.

T y p u s a r t : *Oligopetes radialis* n. sp.

D e r i v a t i o n o m i n i s : Ähnlich *Hylopetes* und *Pliopetes*, im Oligozän auftretend.

W e i t e r e A r t e n : O. *lophulus* n. sp., O. *obtusus* n. sp.

2.3.1. *Oligopetes radialis* n. sp.

Diagnose: Mittelgroße Typusart der Gattung *Oligopetes* n. gen. Joche der oberen Backenzähne weit getrennt, lingual mit dem Protoconus keinen geschlossenen Bogen bildend. Hypoconus mäßig entwickelt. Mesolophansatz lingual in der Stärke eines Sekundärgrates, buccal fehlend. Mesostyl rundlich. Proto- und Metaloph mit Tendenz zur Kerbung. Untere Backenzähne mit stark radial gerunzeltem Talonidbecken. Metalophid kurz.

Holotypus: $M_{1/2}$ li., 1972 XI 67 (Taf. 21, Fig. 7)

Locus typicus: „Möhren 13“

Stratum typicum: Suevium (Unter- bis Mitteloligozän)

Derivatio nominis: Nach der radialen Runzelung des Talonidbeckens.

Tabelle 4
Material und Maße von *Oligopetes radialis* n. sp.

Stück	Inventar Nr.	Fundort	Maße (L:B) in mm	Abbildung
D^4 li.	1975 XXII 19	Möhren 20	1,65:1,6	
$M^{1/2}$ re.	1967 XVIII 508	Ronheim 1	1,9 :2,2	
$M^{1/2}$ li.	1975 XXII 16	Möhren 20	2,0 :2,2	
$M^{1/2}$ re.	1975 XXII 17	Möhren 20	1,7 :2,05	Taf. 21, Fig. 6
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 66	Möhren 13	1,85:2,1	
D_4 li.	1974 XXV 9	Möhren 19	1,3 :1,2	
P_4 re.	1975 XXII 20	Möhren 20	1,8 :1,7	
$M_{1/2}$ re.	1975 XXII 21	Möhren 20	1,75:1,7	
$M_{1/2}$ li.	1975 XXIII 6	Haag 2	1,9 :1,9	
$M_{1/2}$ li.	1972 XI 67	Möhren 13	1,9 :1,8	Taf. 21, Fig. 7
$M_{1/2}$ re.	1972 XI 68	Möhren 13	1,85:1,8	
$M_{1/2}$ li.	1966 XVII 169	Schelklingen 1	1,95:1,75	

Beschreibung: D^4: Der Zahn weicht von den Molaren durch geringere Größe und das weit nach vorn ausbiegende Parastyl ab. Die Außenhöcker sind schwach dreikantig und außen gerundet. Ihre Längskante ist durch das schräggestellte Mesostyl stufenartig versetzt. Dieses ist durch zwei Kerben begrenzt, von denen die hintere wesentlich tiefer ist, so daß die ursprüngliche Verbindung mit dem Paraconus noch erkennbar ist.

Die Querjoche bilden mit dem deutlich nach vorn verschobenen Protoconus einen breiten Bogen, an den sich das vordere und das hintere Cingulum anlehnen. Während die Kammlinie des Protolophs glatt durchzieht, wird der Metaloph durch zwei kräftige Kerben von hinten gegliedert, so daß sich eine Metaconulusverdoppelung andeutet. Der Hypoconus ist auf dem Schlußcingulum schwach markiert. Der breite Boden des Quertales ist mit radialen Runzeln bedeckt, unter denen sich der linguale Mesolophansatz etwas heraushebt.

$M^{1/2}$ (Taf. 21, Fig. 6): Die vorliegenden Molaren sind zum größten Teil so stark abgenutzt, daß feinere Details der Kronenoberfläche verloren gegangen sind. Das Parastyl ist kaum mehr als buccale Verdickung des Vordercingulums erkenn-

bar, das ungefähr parallel zum Protoloph verläuft. Beim abgebildeten Zahn zieht es über die Verbindung mit dem Protoconus noch etwas nach lingual. Die Form der Außenhöcker, die Schrägstellung und Abgliederung des Mesostyls und die Verschiebung des Protoconus nach vorn entsprechen dem Milchmolaren. Der einzige Rest eines frischen Molaren zeigt, daß auch der Proloph stärker gegliedert ist, und daß allgemein mehr sekundäre Grätchen auftreten, die sogar am hinteren Cingulum sitzen. Bei allen Molaren ist der Hypoconus stärker als beim Milchmolaren und deutlich abgegliedert. Der Metaloph inseriert stark abgeschwächt am Protoconus, so daß kein einfacher Bogen zustande kommt. Nur bei einem der Zähne (1967 XVIII 508) ist der Hypoconus etwas schwächer, doch zeigt gerade dieser Zahn einen schwachen Grat, der vom Metaconulus nach hinten zieht und mit dem Hypoconus und der Innenwand eine rundliche Grube einschließt.

Obere Prämolaren und M^3 liegen nicht vor.

P_4: Der untere Prämolar ist sehr kurz und stark nach vorn verschmälert. Beide Trigonidhöcker sind eng zusammengerückt und schließen zwischen dem Anterolophid und dem geschlossenen Metalophid eine kleine, rundliche Grube ein. Ein winziges Anteroconid in zentraler Lage ist erkennbar. Die Außenbucht ist seicht, das Mesoconid schwach nach außen ausgebaucht. Das Endoconid ist deutlich abgegliedert und entsendet ein etwas stärkeres Grätchen zum Zentrum des gerunzelten Talonidbeckens. Das Mesostylid ist stark, rundlich und mit dem Metaconid verbunden. Dahinter öffnet sich das Talonidbecken mit einer tiefen Kerbe nach lingual.

$M_1/_2$ (Taf. 21, Fig. 7, Holotypus): Die unteren Molaren sind kurz und gedrungen und haben einen gleichseitigen, rautenförmigen Grundriß. Nur einige, vermutlich M_1, verschmälern sich etwas nach vorn. Das Trigonid ist extrem verkürzt. Das Metaconid dominiert alle Höcker. Auf dem Anterolophid ist ein Anteroconid markiert, dessen buccale Fortsetzung etwas übersteht und so ein kleines Anterosinusid begrenzt. Der buccale Rest des Metalophids kann sich mit dem Anterolophid vereinigen oder als kurzer Sporn frei enden. Er erreicht das Metaconid nie. Das mittelstarke Mesoconid ist deutlich nach buccal ausgebaucht und teilt die Außenbucht in zwei scharfe Kerben. Das Posterolophid ist fast nie vom Hypoconid abgesetzt, vom Endoconid dagegen meist durch eine Kerbe abgegliedert. Das dicke, langgestreckte Mesoconid ist hinten durch eine tiefe Kerbe begrenzt, während die vordere Kerbe oft schwach ist.

Gelegentlich kommt vor dem Mesostylid noch ein kleines Metastylid vor. Das Talonidbecken ist von kräftigen, radial angeordneten Runzeln bedeckt. Ein Hypolophid fehlt.

Untere Milchzähne und letzte Molaren fehlen.

Trotz der Zeitspanne, über die sich die Funde dieser Art verteilen („Möhren 20" bis „Schelkingen 1") erlaubt das geringe Material die Feststellung von zeitlichen Merkmalsverschiebungen nicht. Daß die unteren Molaren von „Möhren 20" und „Haag 2", den älteren Fundstellen, sich etwas stärker nach vorn verschmälern und trotzdem ein stärkeres Metalophid haben, kann durchaus im Rahmen der Variabilität liegen.

2.3.2. *Oligopetes lophulus* n. sp.

D i a g n o s e : Kleine Art der Gattung *Oligopetes* mit starker Tendenz zur Bildung von Sekundärgraten. Querjoche der oberen Molaren mit Tendenz zur Kerbung und Unterbrechung, weit getrennt. Protoconus stark nach vorn gerückt. Hypoconus auch bei Prämolaren gut entwickelt. Untere Molaren mit schwachem Anteroconid.

H o l o t y p u s : P^4 li., 1966 XVII 166 (Taf. 21, Fig. 3)

L o c u s t y p i c u s : „Schelklingen 1"

S t r a t u m t y p i c u m : Mittleres Suevium (Mitteloligozän)

D e r i v a t i o n o m i n i s : gr. *lophos* = Kamm, nach den Sekundärgraten.

T a b e l l e 5
Material und Maße von *Oligopetes lophulus* n. sp.

Stück	Inventar Nr.	Fundort	Maße (L:B) in mm	Abbildung
P^4 li.	1972 XI 70	Möhren 13	1,65:1,8	
P^4 li.	1966 XVII 166	Schelklingen 1	1,55:1,75	Taf. 21, Fig. 3
$M^{1/2}$ li.	1972 XIV 41	Burgmagerbein 3	1,4 :1,55	Taf. 21, Fig. 5
$M^{1/2}$ li.	1972 XI 72	Möhren 13	1,5 :1,7	
$M^{1/2}$ li.	1972 XI 69	Möhren 13	1,45:1,55	
$M^{1/2}$ re.	1965 XIV 1387	Herrlingen 1	1,35:1,65	
$M^{1/2}$ re.	1966 XVII 167	Schelklingen 1	1,35:1,45	
$M^{1/2}$ li.	1966 XVII 168	Schelklingen 1	1,45:1,65	
M_3 li.	1972 XI 71	Möhren 13	1,75:1,5	Taf. 21, Fig. 4

B e s c h r e i b u n g : P^4 (Taf. 21, Fig. 3, Holotypus): Die beiden oberen Prämolaren zeigen deutliche Unterschiede, die sich, mit dem Vorbehalt der unbekannten Variabilität, als Entwicklungsfortschritt interpretieren lassen. Bei beiden Zähnen ist ein schwach nach vorn gewölbtes, gegenüber dem Vordercingulum erkennbar verstärktes Parastyl entwickelt. Die beiden Außenhöcker sind stark nach lingual gestreckt. In ihrem weiten Zwischenraum liegt ein Mesostyl, das bei dem Zahn von „Möhren 13" isoliert und rundlich, beim Holotyp schräggestellt und mit dem Paraconus verbunden ist. Bei beiden entsendet es kleine Sekundärgrate nach lingual. Der Protoloph ist nicht unterbrochen, bei dem Zahn von „Möhren 13" gerade, beim Holotypus etwas nach vorn geschwungen und deutlich gekerbt. Der Metaloph ist dagegen bei beiden Zähnen durch eine kräftige Kerbe vom Metaconus abgesetzt und in sich stärker gegliedert. Beim Holotypus liegt zwischen der Kerbe und dem Metaconus noch ein weiteres Höckerchen. Der Metaloph ist etwas stärker nach vorn geschwungen als der Protoloph. Der Hypoconus ist gut entwickelt.

Die Sekundärgrate sind in der Hauptsache radial angeordnet, was ihrer Herkunft aus radialen Runzeln entspricht. Ihre Entwicklung greift jedoch auch auf die hintere Cingulumgrube über; bei dem Zahn von „Möhren 13" nur mit einem winzigen Fältchen von lingual, beim Holotypus jedoch vom Metaloph her, der sich mit dem Hypoconus verbindet. Auch im Quertal ist hier die Runzelung stärker als bei dem älteren Zahn von „Möhren 13", da hier nicht nur ein Meso-

lophansatz von lingual, sondern auch ein durchgehender Sekundärgrat vom Paraconus zum Metaconulus auftritt. Die vordere Cingulumgrube bleibt von Sekundärgraten frei.

$M^{1/2}$ (Taf. 21, Fig. 5): Die oberen Molaren sind meist stärker abgenutzt, so daß Runzeln und Sekundärgrate verschliffen sind. Gegenüber den Prämolaren ist das schwächere Parastyl charakteristisch. Auch bei den weniger abgenutzten Zähnen ist die Runzelung geringer als bei den Prämolaren und kaum deutlicher als bei O. *radialis.* Nur der Mesolophansatz lingual ist stärker und kann, wie beim Holotypus, gegabelt sein. Die Außenhöcker sind, ebenso wie die Querjoche, weiter getrennt als bei den Prämolaren. Das Mesostyl ist am Paraconus angeheftet und dadurch schräggestellt, daß vor ihm die Kerbe von außen, dahinter die von innen stärker einschneidet. Protoloph und Metaloph laufen parallel und zeigen meist keine Gliederung. Nur der Metaloph einiger Zähne ist lingual abgeschwächt oder unterbrochen. Die Sekundärgrate des Protolophs reichen auch in die vordere Cingulumgrube. Hinten bahnt sich, wie beim Holotypus, eine Verbindung des Metaconulus mit dem Hypoconus an.

Letzte obere Molaren, Milchzähne und untere Prämolaren sind nicht bekannt.

M_3 (Taf. 21, Fig. 4): Es ist nur ein einziger unterer Molar vorhanden, der zudem schon ziemlich abgenutzt ist. Die Sekundärelemente sind verschliffen, das Metaconid abgebrochen. Vorn läßt er ein weit lingual liegendes, schwaches Anteroconid erkennen, hinter dem kaum eine Andeutung des Anterosinusids liegt. Der Metalophid-Sporn ist fast ganz reduziert. Die Außenbucht ist seicht und gegabelt. Das Endoconid ist nicht abgesetzt. Von ihm durch eine tiefe Kerbe getrennt setzt ein langes, starkes Mesostylid die Begrenzung des Talonidbeckens fort.

2.3.3. *Oligopetes obtusus* n. sp.

D i a g n o s e : Größere Art der Gattung *Oligopetes* mit geringer Grat- und Runzelbildung. Hypoconus und Zwischenhöcker der oberen Backenzähne deutlicher als bei den anderen Arten; Außenhöcker weit getrennt, doch Querjoche lingual konvergent, stark schräggestellt. Untere Backenzähne kurz mit langem Metalophid und starkem Anteroconid.

H o l o t y p u s : $M^{1/2}$ li., 1972 XI 74 (Taf. 21, Fig. 9)

L o c u s t y p i c u s : „Möhren 13"

S t r a t u m t y p i c u m : Suevium

D e r i v a t i o n o m i n i s : lat. *obtusus* = stumpf, nach den dicken, stumpfen Höckern.

B e s c h r e i b u n g : D^4: Der obere Milchmolar zeigt das typische, sich weit nach vorn ausbauchende Parastyl, auf dem sogar eine leichte Spaltung angedeutet ist. Die Außenhöcker sind dick und rundlich. Das Mesostyl füllt den Zwischenraum völlig aus, tritt weit nach buccal vor und ist durch zwei Kerben isoliert. Eine Schrägstellung ist nicht erkennbar. Protoloph und Metaloph konvergieren nach innen nur mäßig. Der schmale, ungegliederte Protoloph trägt beidseitig eine leichte Schmelzfältelung und biegt schwach nach hinten. Der Kamm des Metalophs ist zunächst schräg nach hinten gerichtet und knickt dann schräg nach vorn. Seine Schmelzfältelung ist stärker und vor allem nach vorn gerichtet. Der Boden des

Tabelle 6
Material und Maße von *Oligopetes obtusus* n. sp.

Stück	Inventar Nr.	Fundort	Maße (L:B) in mm	Abbildung
D^4 li.	1967 XVIII 509	Ronheim 1	2,15:2,1	
P^4 li.	1967 XVIII 506	Ronheim 1	2,0 :2,5	
$M^{1/2}$ li.	1967 XVIII 507	Ronheim 1	2,25:2,3	
$M^{1/2}$ li.	1972 XI 74	Möhren 13	2,4 :2,9	Taf. 21, Fig. 8
$M^{1/2}$ re.	1972 XI 73	Möhren 13	2,35:2,75	
$M^{1/2}$ li.	1965 XIV 1388	Herrlingen 1	2,45:2,8	
$M_{1/2}$ li.	1972 XI 75	Möhren 13	2,35:2,3	Taf. 21, Fig. 9
$M_{1/2}$ re.	1972 XI 76	Möhren 13	2,65:2,5	
$M_{1/2}$ re.	1965 XIV 1389	Herrlingen 1	3,15:2,9	

Quertales ist uneben aber nicht stärker gerunzelt. Nur vom Protoconus aus ist eine deutliche Leiste entwickelt. Da der Protoconus nicht besonders weit nach vorn gerückt ist, liegt zwischen Hintercingulum und Metaloph lingual nur eine schmale Rinne. Trotzdem ist der Hypoconus deutlich. Vorn verbindet sich der Protoconus mit dem Cingulum, doch zweigt von diesem weiter vorn eine freie Falte nach buccal ab, die als Rest eines freien Protostyls gedeutet werden kann.

P^4: Der obere Prämolar ist stark verkürzt. So ist nur mehr ein kleines, auf den Buccalrand des langen Vordercingulums beschränktes Parastyl vorhanden. Para- und Metaconus sind sehr weit getrennt; das Mesostyl ist am Paraconus angeheftet, schräggestellt und sehr weit vom Metaconus entfernt. Dieser liegt ganz am Hinterrand des Zahnes, so daß auch vom buccalen Metaconulus noch eine Brücke zum eng benachbarten Hintercingulum geht. Beide Querjoche konvergieren zu dem deutlich nach vorn gerückten Protoconus. Während der Protoloph glatt und einfach ist, wird der Metaloph durch Kerben in Abschnitte gegliedert, die eine Verdoppelung des Metaconulus erkennen lassen, doch ist eine Schmelzfältelung nicht entwickelt. Der Hypoconus ist dick und dem Metaloph eng benachbart. Der Boden des Quertales ist von flachen, unregelmäßigen Wülsten bedeckt.

$M^{1/2}$ (Taf. 21, Fig. 9, Holotypus): Die wenigen oberen Molaren geben einen Überblick über die hohe Variabilität, insbesondere, was die Runzelung und die Gliederung der Querjoche betrifft. Allen gemeinsam ist, daß die buccale Verdickung des Vordercingulums fast verschwindet, daß Para- und Metaconus weit getrennt sind, daß das Mesostyl schräggestellt und am Paraconus angeheftet ist, daß die Querjoche stark nach lingual konvergieren und daß der starke Hypoconus durch eine oder zwei Kerben abgegliedert ist. Außerdem können vorkommen: Eine linguale und buccale Kerbung des Protolophs (1972 XI 73), ein glatter, ungegliederter Metaloph, aber auch bis zu drei Höckerchen auf demselben, eine weitere, etwas schwächere Cingulumspitze hinter dem Hypoconus und ein freier Protoconusvorderarm (Holotypus). Die Sekundärelemente variieren von völlig glatten Jochen bei fein creneliertem Synklinenboden, über eine feine Runzelung der ganzen Schmelzoberfläche bis zu klar definierten, kurzen Sekundärgraten.

Spuren eines inneren oder äußeren Cingulums können auftreten, jedoch nur in der vorderen Hälfte des Zahnes.

Letzte obere Molaren liegen nicht vor; vom Unterkiefergebiß sind überhaupt nur drei Molaren bekannt.

$M_{1/2}$ (Taf. 21, Fig. 8): Die drei unteren Molaren stimmen in den meisten Details überein, nur sind die nicht abgebildeten Stücke gleichmäßig diffus geglättet (Usur oder Abrollung?), so daß keine Feinheiten mehr erkennbar sind.

Der Grundriß ist kurz, trapezförmig mit einem fast genau rechten Winkel am Metaconid. Wie bei den oberen Backenzähnen sind alle Höcker dick und stumpf und treten deutlich hervor. Metalophid und Anterolophid sind lang und vollständig. Sie bleiben getrennt und divergieren nach buccal, wo ein dickes Anteroconid durch eine tiefe Kerbe und ein schwaches Anterosinusid vom Protoconid getrennt ist. Das Mesoconid ist kräftig, v-förmig. Beim größten der Zähne von Herrlingen (1965 XIV 1389) ist es gespalten. Die Außenbucht ist beim abgebildeten Zahn buccal stärker verengt als bei den beiden anderen. Die Abtrennung des Endoconids von dem gebogenenPosterolophid variiert etwas und wird durch Abnutzung früh undeutlich, ist aber in der Regel gut erkennbar. Das Mesostylid bildet einen starken, stumpfen und kaum langgestreckten Höcker, den von hinten eine starke, tiefe Kerbe begrenzt, während die vordere deutlich schwächer ist. Hier kann (1965 XIV 1389) auch ein kleines Metastylid auftreten. Das Talonidbecken ist fein unregelmäßig creneliert, wobei einige Runzeln vom Mesostylid und Mesoconid aus deutlich auf das Zentrum des Beckens gerichtet sind.

2.3.4. Die Unterschiede der Arten und die Beziehungen von *Oligopetes* zu anderen Flughörnchen

Außer der Größe lassen sich kaum einigermaßen durchgehende Merkmale zur Unterscheidung der *Oligopetes*-Arten heranziehen. Die Größengruppen sind jedoch klar getrennt, wobei Milchzähne und Prämolaren etwas kleiner sind als die Molaren.

Ansonsten können der Abstand der Außenhöcker der oberen Backenzähne, die Schärfe von Höckern und Graten überhaupt und die Ausbildung von Sekundärfalten herangezogen werden. Letztere variiert aber in so weiten Grenzen, daß sich nur die extremsten Ausbildungen auseinanderhalten lassen, wobei die Typusart aufgrund ihrer Mittelstellung ganz in den Überlappungsbereich der beiden anderen Arten fällt.

Das zeitliche Auftreten der Arten: Im tiefsten Suevium nur die Typusart, von „Möhren 13“ an alle drei Arten, legt die Vermutung nahe, daß die kleinere und die größere Art tatsächlich Abspaltungen aus der Typusart darstellen.

Direkte Beziehungen zu einer der späteren Gattungen der Petauristinae lassen sich wegen des großen zeitlichen Abstandes noch nicht herstellen. Strukturell ist die Ableitung der meisten späteren Formen aus dem einfachen Grundtyp von *Oligopetes* möglich.

Im Sinne der Gruppierung von Mein (1970, S. 51 ff.) wäre *Oligopetes* der Gruppe III zuzuweisen, auch wenn dieser Gattung noch ein deutliches Anterosinusid zukommt und wenn einige Stücke Tendenzen der Gruppe II andeuten, wie etwa die Verbindung zwischen Metaconulus und Hypoconus oder die Ausbildung klar definierter Sekundärgrate, die jedoch nur beim Holotypus von *O. lophulus* mit den Hauptgraten interferieren.

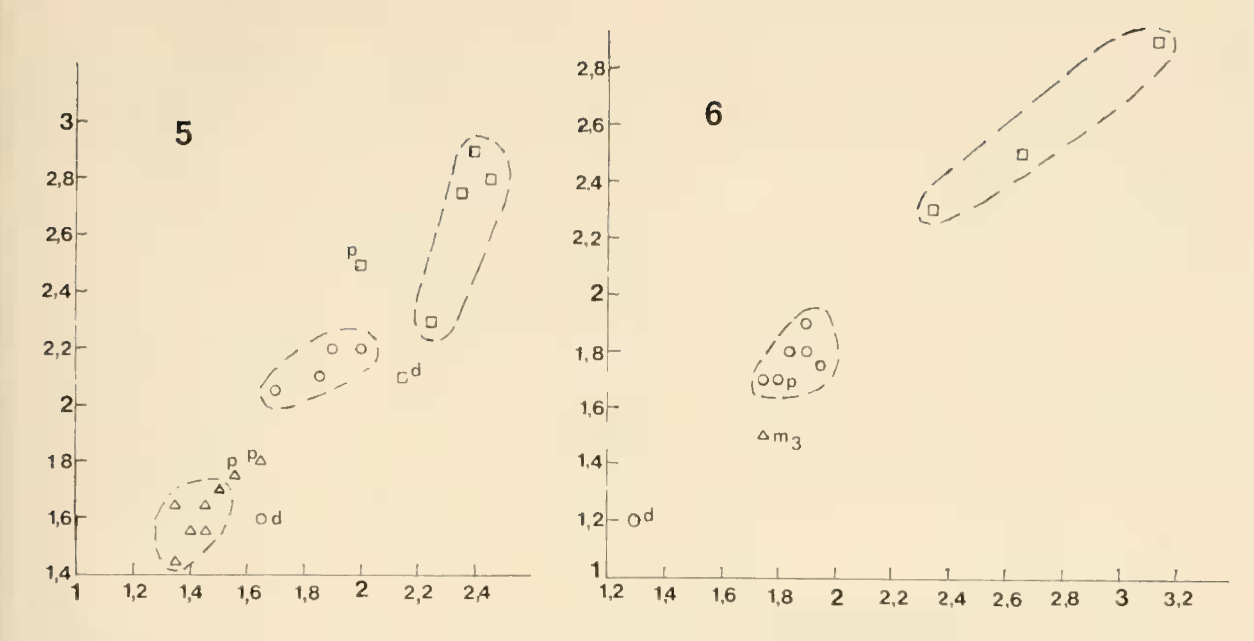


Abb. 5: Längen-Breiten-Diagramm der oberen Zähne von *Oligopetes* n. gen. Prämolaren und Milchmolaren sind gekennzeichnet; die Punktwolken der $M^{1}/^{2}$ der drei Arten sind umrandet.
Kreise: *O. radialis,* Quadrate: *O. obtusus,* Dreiecke: *O. lophulus.*

Abb. 6: Längen-Breiten-Diagramm der unteren Zähne von *Oligopetes* n. gen. Milchmolaren, Prämolaren und letzte Molaren sind gekennzeichnet; die Punktwolken der $M_{1}/_{2}$ der beiden größeren Arten sind umrandet.
Kreise: *O. radialis,* Quadrate: *O. obtusus,* Dreieck: *O. lophulus.*

Die Abweichungen von der am nächsten stehenden Gruppe III können wohl als ursprüngliche Merkmale angesehen werden:
Das Anteroconid ist deutlich,
der Hypoconus ist schwächer,
Mesoconid, Mesostylid und auch Mesostyl sind stärker,
ein freier Protoconusvorderarm kann auftreten *(O. obtusus),*
das Quertal ist im Verhältnis zur Länge des Zahnes weit.

Ein Teil dieser Merkmale ist bei fossilen Vertretern dieser Gruppe noch vorhanden oder als Zwischenstufe zu den rezenten Verwandten entwickelt. Z. B. hat *Blackia* einen schwachen Hypoconus und ein weites Quertal der oberen Molaren, dazu ein stärkeres Mesostyl.

Andere, wohl ebenfalls ursprüngliche Merkmale, sind bei anderen Gruppen erhalten geblieben:
Der freie Protoconusvorderarm,
das Anterosinusid,
das große Mesoconid mit gegabelter Außenbucht,
das starke, isolierte Mesostylid,
die klare Begrenzung des Endoconids.

Alle diese Merkmale kommen bei der Gruppe II noch vor.

Diese Beziehungen legen den Schluß nahe, daß die Petauristinae insgesamt eine geschlossene Gruppe bilden und daß die polyphyletische Herleitung aus Sciurinae (Black 1963, S. 126) kaum möglich ist. Die Schmelzrunzelung muß dabei als urtümliches Merkmal angesehen werden, das gemeinsam mit anderen Merkmalen von den Vorläufern der Hörnchen übernommen wurde.

Auch zur Gliederung der Petauristinen ergeben sich einige Gesichtspunkte. Insbesondere zeigen die vorliegenden Funde, daß schon bei diesen frühen Formen eine ganz charakteristische Komplikation auftritt, die Verbindung von Metaconulus und Hypoconus, die eine große rundliche Grube aus der hinteren Cingulumrinne abgliedert. Dieses Merkmal, das nur bei einigen Stücken von *Oligopetes* angedeutet ist, begründet unter anderen die Komplexität des Kronenmusters bei *Petaurista, Albanensia* und anderen Gliedern der Gruppe II. Es findet sich aber auch bei *Miopetaurista* (sensu DAXNER-HÖCK & MEIN 1975), wo es ebenso im Rahmen der Variabilität auftritt oder fehlt, wie bei den fossilen Angehörigen der Gruppe II, obwohl MEIN *Miopetaurista* der Gruppe III zuweist. Dasselbe gilt auch für das Auftreten eines Hypolophids, das zweifellos aus einzelnen radialen Runzeln des Talonidbeckens entstanden ist, wie seine unvollständige und unbestimmte Form bei den genannten fossilen Gattungen zeigt.

Es soll damit der Auffassung MEIN's, *Miopetaurista* sei nicht der Vorfahre von *Petaurista,* nicht entgegengetreten werden. Es soll nur betont werden, daß *Miopetaurista* und *Petauria* trotz ihrer Niederkronigkeit und dem glatten Schmelz wegen dieser Neubildungen an die Gruppe II angeschlossen werden sollten, da in der Gruppe I solche Neubildungen den rezenten Formen ganz fehlen. In der Gruppe III kommt gelegentlich ein orimentäres Hypolophid vor.

Damit muß jedoch andererseits die Gattung *Pteromys,* die MEIN zu seiner Gruppe II stellt, aus dieser Gruppe herausgenommen werden, da sie außer einer generellen Hochkronigkeit keine Ähnlichkeit mit den Spezialmerkmalen dieser Gruppe aufweist. Sie hat auch keine Komplikationen im Kronenmuster außer einem freien Protoconusvorderarm und einem unvollständigen Hypolophid am M_3. Beides Merkmale, die eher auf eine Zugehörigkeit zur Gruppe III hinweisen. Ein Anschluß an die Gruppe I, wie ihn MCKENNA vornimmt, beruhte nur auf dem Fehlen der Schmelzrunzelung. Der Verlust dieses Merkmals kann aber auch gut durch Hochkronigkeit erklärt werden.

Ob die Gruppe I, von der nach dem Ausscheiden von *Miopetaurista* und *Petauria* keine tertiären Vertreter mehr bekannt sind, tatsächlich unabhängig von Sciurinen herzuleiten ist, wie BLACK vermutete, muß offen bleiben. Immerhin stehen unter den Formen der Gruppe III einige Vertreter mit Reduktionserscheinungen im Kronenmuster als Vorfahren zur Verfügung. Dabei wäre z. B. an *Blackia* zu denken, bei der Niederkronigkeit und schwache Schmelzrunzelung neben anderen Merkmalen stark an Sciurinen erinnern.

3. Die Frühgeschichte der Aplodontiden und die Herleitung der Hörnchen

Eine Reihe von bemerkenswerten Ähnlichkeiten der beiden systematisch so weit getrennten Gruppen, denen diese Arbeit gilt, bildet den Ausgangspunkt für die Fragestellung, wieweit diese Merkmale Ausdruck von verwandtschaftlichen Beziehungen sind. Das ist insbesondere dann zu vermuten, wenn diese Merkmale außer der klar definierten Gruppe der Petauristinae unter den primitiven Nagern nur einem kleinen Verwandtschaftskreis zukommt und wenig Neigung zu konvergentem Auftreten zeigt.

Die wichtigsten und auffälligsten Merkmale sind folgende:
Ein schräggestelltes Mesostyl, das mit dem Paraconus verbunden ist,

ein starker Protoconus-Vorderarm mit freier Spitze,
ein schwacher Hypoconus,
die Tendenz die Zwischenhöcker zu verdoppeln,
ein starkes Mesoconid,
ein abgesetztes Endoconid.

Ein Teil dieser Merkmale ist ursprünglich, doch scheint auch ihre Erhaltung sich auf ganz bestimmte Gruppen zu beschränken.

Ein besonders schwieriges Problem bietet die Tatsache, daß gerade bei primitiven Nagern manche Einzelmerkmale für bestimmte Gruppen diagnostischen Wert erlangen, bei anderen aber lange im Spielraum der Variabilität mitgeschleppt werden ohne zunächst Bedeutung zu erlangen. Der Teilsatz „une structure disparue ne pouvant réapparaître (Mein 1970, S. 32) besitzt also keine uneingeschränkte Gültigkeit. Das vermag auch zu erklären, warum an vielen Stellen Parallelismen bei verwandten Gruppen auftreten, ohne daß sie bei einem gemeinsamen Vorfahren bereits erkennbar waren. Diese Eigenart ist eine Fehlerquelle, die nicht einmal mit der Untersuchung eines — normalerweise — statistisch ausreichenden Materials ganz ausgeschlossen werden kann. Um so mehr beeinträchtigt sie die Beurteilung einer fossilen Form nach Abbildungen, die den wirklichen Reichtum an Merkmalsausprägungen kaum je erfassen können.

In diesem Sinne muß das folgende Synapomorphie-Schema ein Versuch bleiben. Manche Merkmale, die als Parallelismen gewertet werden, waren möglicherweise lange im Genpool vorhanden, bevor sie in erfaßbarer Menge manifest wurden.

Die Gliederung der verschiedenen Unterfamilien der Paramyiden soll ebenfalls nur schematisch und ohne Betrachtung der Formenvielfalt mit angeführt werden, da ein solches Unterfangen ohne langwierige Spezialuntersuchungen nicht möglich ist. Eine Umgruppierung im Sinne einer „phylogenetischen Systematik“ soll nicht angestrebt werden.

Die wichtigsten Ergebnisse der Analyse, die bis zur Wurzel der Aplodontiden nur provisorischen Charakter hat, bestehen in der Erkenntnis. daß hier eine monophyletische Gruppe vorliegt, die Aplodontidae und Ailuravinae im ursprünglichen Sinne ebenso umfaßt wie die echten Hörnchen. Sie ist charakterisiert durch das lange Festhalten an einem urtümlichen, langgestreckten Protoconus, dessen Flügel gleichberechtigt bleiben, so daß sich ein selbständiger Hypoconus nur selten entwickeln kann. Dazu treten Spezialhomologien, wie ein Hypolophid, das zum Hypoconulid zieht, die zwar nur als ein Morphotyp innerhalb der Variabilität mitgeschleppt werden, in ihrer Verbreitung aber ganz auf diese Gruppe beschränkt sind. Die große, entscheidende Neuerung, die vielleicht auch schon bei dem Stammgruppen-Angehörigen *Meldimys* angelegt ist, ist ein von den primitiveren Paramyiden-Vorläufern abweichender Kaumechanismus, der in einer schräg zur Längsachse der Zahnreihe gerichteten Schleifbewegung besteht, wie sie für selenodonte Huftiere charakteristisch ist. Diese Bewegungsrichtung löst zahlreiche adaptive Veränderungen aus, was zu einer Reihe von neuen und auffälligen Merkmalen führt, zugleich aber innerhalb dieser Gruppe zahlreiche Parallelismen und Konvergenzen zur Folge hat. Die wichtigsten dieser Merkmale sind:
An den oberen Backenzähnen:
Hohe, kantige Höcker,
enges Quertal,

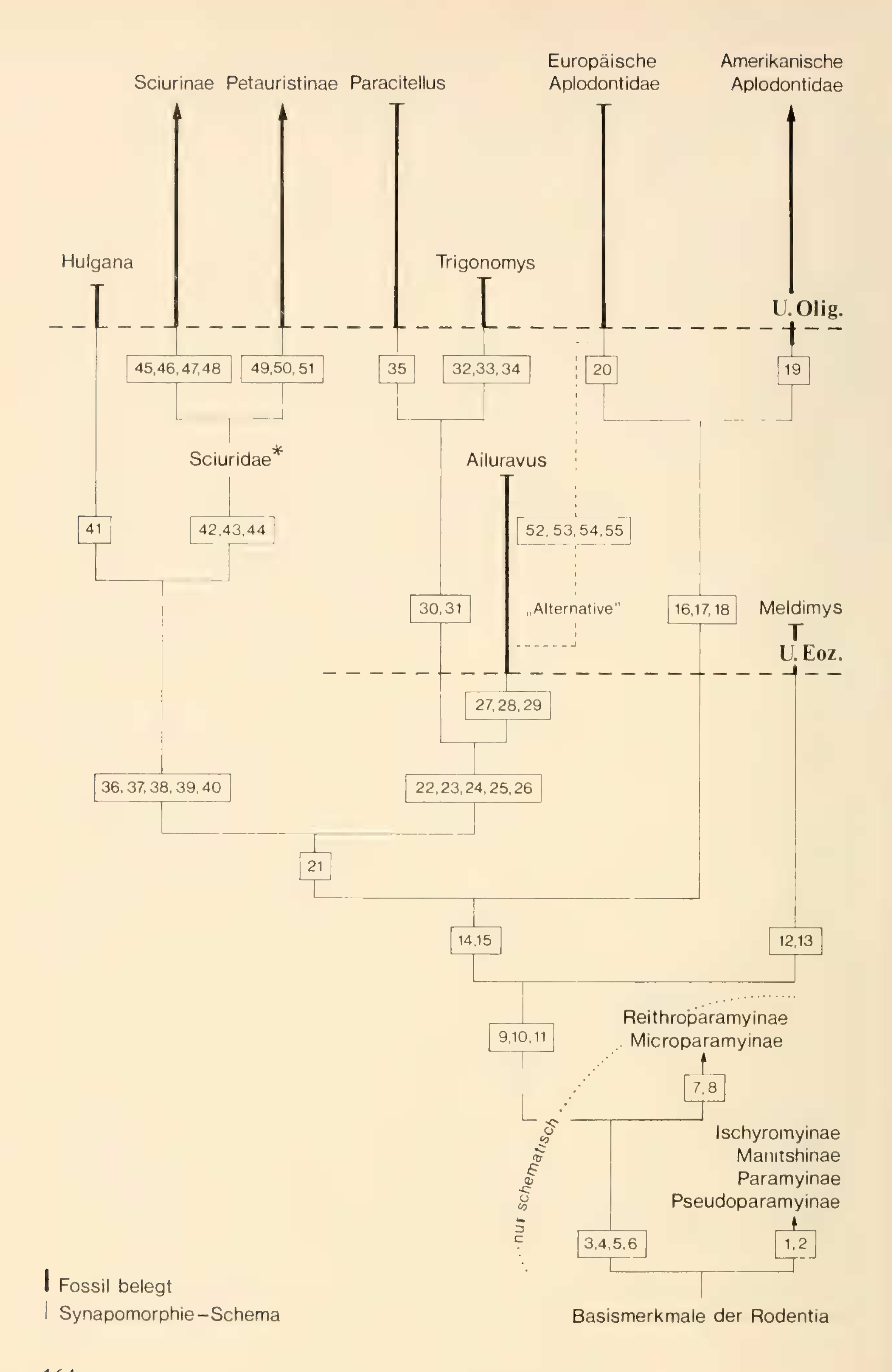

Sciurinae
Petauristinae
Paracitellus
Europäische Aplodontidae
Amerikanische Aplodontidae
Hulgana
Trigonomys
U. Olig.
45,46,47,48
49,50,51
35
32,33,34
20
19
Sciuridae*
Ailuravus
41
42,43,44
52,53,54,55
30,31
„Alternative"
16,17,18
Meldimys
U. Eoz.
27,28,29
36,37,38,39,40
22,23,24,25,26
21
14,15
12,13
9,10,11
Reithroparamyinae
Microparamyinae
7,8
nur schematisch
Ischyromyinae
Manitshinae
Paramyinae
Pseudoparamyinae
3,4,5,6
1,2
Basismerkmale der Rodentia
Fossil belegt
Synapomorphie-Schema

Abb. 7: Synapomorphieschema der alttertiären Aplodontidae und Sciuridae mit Anschluß an die fossile Dokumentation und die daraus ableitbaren Zeitmarken.

Merkmale:

1. Reduktion des Metalophids (häufig konvergent).
2. Verstärkung des Hypoconus (häufig konvergent).
3. Hypolophid in ursprünglicher Form verstärkt (häufig konvergent).
4. Mesostylid verstärkt (variabel).
5. Mesoconid verstärkt (konvergenzverdächtig).
6. Verdoppelungstendenz des Metaconulus (bleibt in Variabilität).
7. Vordercingulum der unteren Molaren verlängert.
8. Hypolophid verstärkt, zum gleichberechtigten Joch (verdächtig).
9. Häufiger ein freier Protoconusvorderarm (variabel).
10. Beginnende Umorientierung des Hypolophids (zum Hypoconulid). (Bleibt lange variabel, keine Parallelismen.)
11. Mesoconid maximal verstärkt, mit Ectomesolophid.
12. Hypoconus verstärkt (Konvergenz).
13. Höcker auf Kosten der Grate bei ob. Molaren verstärkt (viele konvergente Fälle).
14. Neuer Kaumechanismus, durch viele spätere Parallelismen erkennbar.
15. Tendenz zu freier Metaconidvorderkante (variabel).
16. Stärkere Trennung von Endoconid und Posterolophid (verdächtig).
17. Die Höcker werden scharfkantig (Parallelismen wegen Kautyp).
18. Mesoloph vom Mesostyl ausgehend (Konvergenzen häufig).
19. Verstärkung und Anheftung des Hypolophids am Mesoconid.
20. Endgültige Fixierung der Hypolophid-Hypoconulid-Verbindung.
21. Schrägstellung des Mesostyls (Parallelismen wegen Kautyp?).
22. Höcker hoch und scharfkantig (siehe 17.).
23. Kulissenstellung des Ectolophs.
24. Langstreckung des Metaconus.
25. Beginnende Verkürzung des I_1.
26. Tendenz zur Protoconulusverdoppelung (variabel).
27. Reduktion des Metalophids auch am M_1 (Konvergenzen).
28. Vereinigung des Protoconus-Vorderarms mit dem Protoconulus.
29. Tendenz zur Langstreckung aller Höcker der oberen Molaren mit zusätzlichen Längskanten.
30. Reduktion des Hypolophids (Konvergenzen).
31. Vergrößerung des Trigonids.
32. Langstreckung des Paraconus.
33. Verkürzung des Talonids.
34. Verlust der Zwischenhöcker und des Metalophs.
35. Außencingulum an den oberen Backenzähnen.
36. Protoconus nach vorn verschoben.
37. Höcker gerundet.
38. Zwischenhöcker in die Grate aufgeschmolzen.
39. Hypolophid reduziert (siehe 30.).
40. Mesostylid verstärkt.
41. Mesostyl und Mesoconid reduziert.
42. Sciuromorpher Masseterbau (Konvergenzen!)
43. Hypoconus verstärkt.
44. Quertal der oberen Molaren weit.
45. Protoconusvorderarm verschwindet.
46. Keine Metaconulusverdoppelung mehr.
47. Endoconid wird mit dem Posterolophid verschmolzen.
48. Schmelzrunzelung wird abgebaut.
49. Schmelzrunzelung wird verstärkt.
50. Zunehmende Verengung des Quertales der oberen Molaren.
51. Tendenz zur Neubildung des Hypolophids.

„Alternative“:

52. Verdoppelung des Mesostyls.
53. Abbau der Höcker und Gratverstärkung.
54. Tendenz zur Selenodontie, ohne Kulissenstellung.
55. I_1 Rückbildung wird wieder normalisiert.

Schrägstellung der Höckerreihen,
Längskantenbildung an den Zwischenhöckern,
Selenodontie-Tendenz der Außenwand,
Kulissenstellung der Außenhöcker,
Schrägstellung des Mesostyls.
An den unteren Backenzähnen:
Hohes Trigonid,
betonte Längskanten der vorderen Höcker.

Dabei ist es auffällig, daß die Umgestaltung der unteren Backenzähne, insbesondere die verschiedenen Modifikationen des Talonidbereiches, sich nicht so leicht mechanisch verstehen lassen wie die der oberen.

Da auch die bunodonten Hörnchen, deren Zahntyp in einzelnen Merkmalen den Durchgang durch ein Stadium primitiver Ailuravinae spiegelt, die gleiche Bewegungsrichtung beibehalten haben, obwohl sie sich weit von einer „Selenodontie-Tendenz" entfernt haben, muß offen bleiben, ob es nicht nur ein Nahrungswechsel war, der die entscheidende Entwicklung angestoßen hatte, der Übergang zum Querkauen aber schon früher vollzogen war. Dafür spricht auch die Tatsache, daß in der späteren Geschichte sowohl der Sciurinae als auch der Petauristinae Stämme auftreten, die genau dieselbe Selenodontie-Tendenz der Ailuravinae mit neuen, konvergenten Adaptionen wieder aufgreifen. Ein mehrfacher Adaptionsprozeß unter dem Einfluß ähnlicher Nahrung ist leichter vorstellbar als eine mehrfache Umstellung in der Kaubewegung.

Eines dieser besonders augenfälligen Anpassungen, die Schrägstellung des Mesostyls, die bei den Hörnchen auftritt, kommt innerhalb der genannten Gesamtgruppe nur den Ailuravinae zu. Bei den übrigen Aplodontiden ist sie nicht entwickelt, obgleich die stärkere Selenodontie einen weit nach buccal geschwungenen Paraconus-Hinterarm bedingt. Das Mesostyl ist, wo es als selbständiges Element erkennbar ist, gespalten und teils dem Para-, teils dem Metaconus angegliedert. Möglicherweise handelt es sich um eine erhalten gebliebene Vorstufe zur alleinigen Angliederung an den Paraconus bei den Ailuravinae.

Die eigentlichen Aplodontinae sind also ein Seitenzweig, der in sich außerdem noch heterogen ist, da die Umorientierung des Hypolophids bei verschiedenen Stämmen in verschiedener Weise fixiert wird. So geht die Verbindung Endoconid-Hypoconulid, die als ein Morphotyp innerhalb der Variabilität von Meldimys erstmals auftritt bei den amerikanischen Allomyinen und den Aplodontinen ganz verloren. Bei ihnen verbindet sich das Hypolophid mit dem Mesoconid. Bei den europäischen Gattungen *Plesispermophilus* und *Sciurodon* tritt letzterer Typ dagegen nur anfänglich noch auf (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, Abb. 18), wird aber dann ganz von der Verbindung mit dem Hypoconulid verdrängt, die sich auch bei *Ailuravus* durchgesetzt hat.

Unter den Ailuravinae zeigt *Ailuravus* eine frühe und rasche Spezialisierung mit adaptiver Umgestaltung des Zahnmusters in der o. g. Weise. *Paracitellus* dagegen bleibt primitiv und bietet, zumindest in seiner Wurzelgruppe, modellhaft die Möglichkeit, die Hörnchen abzuleiten. Die stark aberrante Gattung *Trigonomys,* die neben bisher nicht deutbaren Reduktionen noch Reste aus dem Merkmalsbestand der Ailuravinae zeigt, stellt möglicherweise einen Versuch dar, den bunodonten Zahntyp der Hörnchen zu erreichen.

Der Zahntyp der echten Hörnchen, die unvermittelt mit ihren beiden Unterfamilien im unteren Oligozän auftreten, findet sich etwa gleichzeitig bei der mongolischen Gattung *Hulgana* DAWSON, deren Masseter noch vollkommen protogomorph ist. Insbesondere die Verschiebung des Protoconus nach vorn ist hier bereits vollzogen, ein Merkmal, das den Aplodontiden fehlt, und das endgültig die primitive Protoconus-Form ablöst. Daß der sciuromorphe Masseterbau selbst bei eindeutigen Sciurinae noch nicht immer ganz fertig ist, hat BLACK (1963, S. 138 ff.) an *Protosciurus* gezeigt. Der erste Anstoß zu dieser Entwicklung, die allen Sciuriden gemeinsam ist, muß aber bereits vor der Aufspaltung in Sciurinae und Petauristinae gelegen haben.

Daß aufgrund der phylogenetischen Ergebnisse die Ailuravinae zu den Aplodontidae zu stellen sind, halte ich für keinen zu schwerwiegenden Eingriff in das System. Anders verhält es sich mit den Sciuridae, die trotz einer gemeinsamen Abstammung mit einem Zweig der Aplodontiden nicht mit diesen zu vereinigen sind, da sie einen Entwicklungsstand erreicht haben, der weit über diese Gruppe hinausgeht, und der es rechtfertigt sie neben diese Familie zu stellen.

Auf die Diskussion, weshalb aus einem Synapomorphie-Schema nach HENNIG nicht eine radikale Umgestaltung der Klassifikation notwendig hervorgehen muß, soll hier nicht in aller Breite eingegangen werden. Die hier angestrebte „konservative“ Klassifikation, die durchaus als „natürliches System“ anzusehen ist, soll außer den Verwandtschaftsverhältnissen auch Komplexe wie Organisationshöhe, Entwicklungsdynamik und ökologische Differenzierung zum Ausdruck bringen.

4. Ökologie und Palaeogeographie

Ailuravus ist durch den Fund von Messel, der einen langen, buschigen Schwanz und im Skelett typische Adaptionen eines Baumbewohners zeigt, ökologisch charakterisiert. Der gleiche Biotop kommt allen rezenten Flughörnchen zu. *Paracitellus* kommt zweimal als Einwanderer nach Mitteleuropa, jedesmal in Begleitung von Flughörnchen. Das belegt zumindest, daß beide damals ähnliche Ansprüche stellten. Die Faunen, in denen sich *Paracitellus* im Suevium bevorzugt findet, sind die reinsten Waldfaunen, wie aus der Analyse der Huftiergemeinschaften hervorgeht. Die weitere Verbreitung der Flughörnchen mag darauf beruhen, daß sie weniger eng angepaßt waren, oder daß ihre Futterpflanzen auch in lichteren Wäldern oder Buschwäldern gediehen.

Ailuravinae sind seit dem Untereozän in Europa bodenständig. *Paracitellus*, der mit dem älteren, stärker spezialisierten *Ailuravus* nicht in Verbindung gebracht werden kann, tritt zweimal mit einer Wanderungswelle in Europa auf, deren Herkunft durch asiatische und amerikanische Elemente einigermaßen als asiatisch gesichert ist. Die Flughörnchen sind ebenfalls Elemente beider Wanderungen. Für sie ist eine nordamerikanische Herkunft sicher auszuschließen, da in den gut durchforschten Alttertiärfaunen dieses Kontinents keine Vorläufer bekannt sind. Afrika ist als Herkunftsgebiet ebenfalls auszuschließen, da beide Gruppen im Burdigal nicht mit der Proboscidier- sondern mit der Anchitherienwanderung eintreffen. Beide Gruppen haben also dasselbe Entwicklungs- und Ausbreitungs-Zentrum — eine weitere, wenn auch schwache Stütze für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Hörnchen mit primitiven Ailuravinen.

Literatur

Adrover, R. & Huguenay, M. (1975): Des Rongeurs (Mammalia) Africains dans une faune de l'Oligocène élevé de Majorque (Baléares, Espagne). — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, **13**, Suppl.: 11—13; Lyon.

Black, C. C. (1963): A review of the North American Tertiary Sciuridae. — Bull. Mus. Comp. Zool., **130** (3): 109—248, 22 Taf., 6 Abb.; Cambridge, Mass.

Black, C. C. (1966): Tertiary Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Bavaria. — Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol., **6**: 51—63, Taf. 4—6; München.

Dawson, M. R. (1968): Oligocene Rodents (Mammalia) from East Mesa, Inner Mongolia. — Am. Mus. Novit., **2324**: 12 S., 5 Abb.; New York.

Daxner-Höck, G. & Mein, P. (1975): Taxonomische Probleme um das Genus *Miopetaurista* Kretzoi, 1962 (Fam. Sciuridae). — Paläont. Z. **49**, (1/2): 75—77; Stuttgart.

Dehm, R. (1950): Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — N. Jb. Mineral. etc. Abh., **91** (B): 321—428, 137 Abb., 6 Tab., 1 Beil.; Stuttgart.

Fahlbusch, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11—14, 1975). — Newsl. Stratigr., **5** (2/3): 160—167, 1 Tab.; Berlin-Stuttgart.

Heissig, K. (1970): Neue Fundstellen oligozäner Spaltenfaunen im Schwäbisch-Fränkischen Jura. — Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont hist. Geol., **10**: 331—350, 4 Abb., Taf. 15; München.

Heissig, K. (1973): Oligozäne Vertebraten aus der Spaltenfüllung „Möhren 13" bei Treuchtlingen, Fränkischer Jura. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **13**: 177—182; München.

Heissig, K. (1978): Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **18**; 237—288, 7 Abb.; München.

McKenna, M. C. (1962): *Eupetaurus* and the living Petauristine Sciurids. — Am. Mus. Novit., **2104**: 38 S., 9 Abb.; New York.

Mein, P. (1970): Les Sciuroptères (Mammalia, Rodentia) néogènes d'Europe occidentale. — Geobios, **3** (3): 7—77, 10 Taf.; Lyon.

Michaux, J. (1968): Les Paramyidae (Rodentia) de l'Éocène inférieur du bassin de Paris. — Palaeovertebrata, **1**; 135—193, 4 Abb., 10 Taf.; Montpellier.

Rensberger, J.-M. (1975): *Haplomys* and its bearing on the origin of the Aplodontoid Rodents. — J. Mammalogy, **56** (1): 1—14, 5 Abb.; Philadelphia.

Schmidt-Kittler, N. (1971): Odontologische Untersuchungen am Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. Naturw. Kl., N. F., **150**: 133 S., 46 Abb., 2 Taf., 8 Tab.; München.

Schmidt-Kittler, N. & Vianey-Liaud, M. (1979): L'évolution des Aplodontidés (Rodentia, Mammalia) oligocènes européens. — Palaeovertebrata, **9** (2), (im Druck); Montpellier.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of Mammals. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **85**: 350 S.; New York.

Thaler, L. (1966): Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Nlle. Sér., **17**: 205 S., 15 Abb., 14 Tab., 27 Taf.; Paris.

Wood, A. E. (1962): The early Tertiary Rodents of the family Paramyidae. — Transact. Am. Philos. Soc., N. S., **52** (1): 1—261, 91 Abb.; Philadelphia.

Wood, A. E. (1976): The paramyid rodent *Ailuravus* from the middle and late Eocene of Europe and its relationships. — Palaeovertebrata, **7**: 117—149, 6 Abb.; Montpellier.

Tafel 20

Paracitellus

Fig. 1—5: *Paracitellus cingulatus* n. sp., alle 10:1 vergr., okklusal.
Fig. 1: P^4 re., 1975 XXIII 7, Suevium, Haag 2, zu S. 143.
Fig. 2: M^3 re., 1975 XXIII 8, Suevium, Haag 2, zu S. 144.
Fig. 3: P_4 li., 1972 XI 83, Suevium, Möhren 13, zu S. 144.
Fig. 4: M_3 li., 1975 XXIII 10, Suevium, Haag 2, zu S. 145.
Fig. 5: $M_1/_2$ re., Holotypus, 1972 XI 82, Suevium, Möhren 13, zu S. 145.

Fig. 6—11: *Paracitellus marmoreus* n. sp. alle 15:1 vergr., okklusal.
Fig. 6: P_4 li., 1975 XXIII 21, Suevium, Haag 2, zu S. 149.
Fig. 7: $M^{1/2}$ li., 1975 XXIII 29, Suevium, Haag 2, zu S. 146.
Fig. 8: M_3 li., 1975 XXIII 15, Suevium, Haag 2, zu S. 150.
Fig. 9: M_2 re., Holotypus, 1975 XXIII 19, Suevium, Haag 2, zu S. 149.
Fig. 10: M^3 li., 1972 XI 87, Suevium, Möhren 13, zu S. 148.
Fig. 11: D^4 li., 1975 XXIII 31, Suevium, Haag 2, zu S. 146.

Tafel 21

Fig. 1—2: *Trigonomys simplex* n. gen., n. sp., okklusal.
Fig. 1: $M_1/_2$ re., Holotypus, 1972 XI 104, Suevium, Möhren 13, zu S. 153.
Fig. 2: $M^{1/2}$ li., 1975 XXIII 36, Suevium, Haag 2, zu S. 153.

Fig. 3—5: *Oligopetes lophulus* n. gen., n. sp., okklusal.
Fig. 3: P^4 li., Holotypus, 1966 XVII 166, Suevium, Schelklingen 1, zu S. 157.
Fig. 4: M_3 li., 1972 XI 71, Suevium, Möhren 13, zu S. 158.
Fig. 5: $M^{1/2}$ li., 1972 XIV 41, Suevium, Burgmagerbein 3, zu S. 158.

Fig. 6—7: *Oligopetes radialis* n. gen., n. sp., okklusal.
Fig. 6: $M^{1/2}$ re., 1975 XXII 17, Suevium, Möhren 20, zu S. 155.
Fig. 7: $M_1/_2$ li., Holotypus, 1972 XI 67, Suevium, Möhren 13, zu S. 156.

Fig. 8—9: *Oligopetes obtusus* n. gen., n. sp., okklusal.
Fig. 8: $M_1/_2$ li., 1972 XI 74, Suevium, Möhren 13, zu S. 160.
Fig. 9: $M^{1/2}$ li., Holotypus, 1972 XI 75, Suevium, Möhren 13, zu S. 159.

Alle 20:1 vergrößert.